Zoología especial

Protozoos

por Albert Westphal



Ediciones Omega, Barcelona





Zoología especial

Protozoos

Albert Westphal

Con la colaboración de Heinz Mühlpfordt

Estructuras de los protozoos vistas al microscopio electrónico

157 ilustraciones





Ediciones Omega, S. A. - Casanova, 220 - Barcelona-11

ALBERT E. A. WESTPHAL, nacido en 1909 en Hamburgo. Estudia ciencias naturales en Hamburgo. de 1927 a 1934. Se doctora en zoología, química y física. Desde 1934 es ayudante del profesor Dr. E. REICHENOW en el Departamento de Protozoología del Bernhard-Nocht-Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten de Hamburgo. Después de ocupar varios cargos, en 1963 es director del Departamento de Protozoología. Desde 1971 trabaia en el laboratorio microbiológico experimental de Ahrensburg. En 1953 hace oposiciones a la cátedra de zoología especial, particularmente protozoología, en la universidad de Hamburgo. Campos de trabajo especiales: protozoos del intestino y del aparato urogenital del hombre, patogénesis de la disentería amebiana, serorreacciones inespecíficas en las infecciones por protozoos, toxoplasmosis, técnica microscópica, especialmente reflexomicroscopia. Actividad en el extranjero: Antillas, Italia, Norte de África y Balcanes.

HEINZ R. MÜHLPFORDT, nacido en 1922 en Köthen (Anhalt). Director del Departamento de Protozoología del Bernhard-Nocht-Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten en Hamburgo.

La edición original de esta obra ha sido publicada en alemán por la Editorial Eugen Ulmer de Stuttgart, con el título

PROTOZOEN

Traducido por

EMMA GIFRE

ISBN: 84-282-0311-3

Depósito legal: B. 3205 - 1977

Printed in Spain

Gráficas Instar, S. A. - Constitución, 19 - Barcelona-14

PREFACIO

Este libro, por su limitado espacio, no puede ser más que una introducción a la protozoología. Teniendo esto en cuenta, el texto se ha redactado con la mayor concisión posible. Las numerosas ilustraciones, especialmente en la parte sistemática, van encaminadas a ofrecer al lector una visión suficientemente clara, a pesar de la limitación del espacio. Todos los dibujos fueron hechos de nuevo a fin de conseguir una mayor unidad. Por su colaboración en la confección del libro debemos dar las gracias a la señora SUSANNE TIEPOLT, así como también a la señora DORA GRABOSCH por algunas ilustraciones. La elección de las ilustraciones se hizo de modo que por una parte se da una visión de la gran variedad de formas, mientras que por otra parte, y para servir de ayuda en los ejercicios microscópicos, se prefirieron las especies más frecuentes. Las leyendas de las ilustraciones contienen también indicaciones acerca de la ocurrencia de las especies. En la parte general se describen las funciones vitales de la célula de los protozoos y sus relaciones con los orgánulos celulares individuales. Una corta exposición de la ecología de los protozoos, de su valor indicador para determinar el grado de pureza de las aguas, así como un estudio de los protozoos parásitos como causantes de enfermedades y epidemias en el hombre y en los animales servirá para dar una idea de la importancia práctica de la protozoología.

Agradezco a los señores ROLAND ULMER y Dr. S. VOLK su interés en llevar a la práctica mis deseos en cuanto a la confección técnica de este libro. Doy las gracias al profesor Dr. W. KLOFT por haberme estimulado a escribir esta obra, la cual espero que despertará interés por el campo extenso y variado de la protozoología.

ALBERT WESTPHAL

ÍNDICE DE MATERIAS

INTRODUCCIÓN

La posición de los protozoos en el reino de los seres vivientes

La palabra protozoos significa primeros animales, animales primitivos. Los protozoos son seres vivientes animales, pequeños, y por ello pertenecen a los microorganismos. Las 25 000 especies descritas de protozoos vivientes tienen por lo general un tamaño de 2 µm hasta escasamente 1 mm, y, en algunos casos raros, en algunos ciliados y amebas, hasta 3-5 mm. Sólo el foraminífero muy primitivo *Psammonyx vulcanicus* (fig. 39a) puede alcanzar un tamaño de 6 cm, mientras que el foraminífero fósil *Nummulites gizehensis* alcanzaba incluso los 11-12 cm.
Elemento fundamental de todos los organismos animales es la célula eucariótica, un citoplasma delimitado por una membrana, con un núcleo o carión incluido, igualmente rodeado por una membrana. Sólo en la división del núcleo, después de la formación de cromosomas se desintegra transitoriamente la membrana nuclear. Los protozoos, como eucariontes, son evidentemente diferentes de los microorganismos procarióticos, bacterias, algas azules y rickettsias, en los cuales la sustancia nuclear se halla libre en el citoplasma como nucleoplasma o nucleoide. Y de éstos se diferencian los virus, todavía más pequeños, los cuales son simplemente sustancia nuclear subcelular, informativa. Carecen del citoplasma, con sus sistemas enzimáticos necesarios para el metabolismo, y por eso los virus dependen de las funciones enzimáticas de células huésped en las que se desarrollan.
Con las delimitaciones que se han hecho hasta ahora, el concepto de protozoos no está todavía definido claramente. Dentro del reino animal se acostumbra a diferenciar a los protozoos como animales unicelulares frente a los metazoos, animales pluricelulares. Pero esta oposición, en el mejor de los casos sólo pone de manifiesto el aspecto externo pero no el principio de organización. Fue conscientemente que la célula se designó como elemento fundamental de todos los organismos animales, y no como unidad fundamental. Las células animales no son todas iguales, sino que morfológica y fisiológicamente pueden ser muy diferentes. Las diversas diferenciaciones morfológicas en la estructura de la célula se denominan orgánulos celulares. También la estructura del núcleo puede presentar diferencias considerables. Los núcleos con una sola dotación cromosó-

mica, o sea, con un genoma, se denominan haploides, los que tienen doble dotación cromosómica son diploides, y los que tienen varias son poliploides. Una célula puede tener un núcleo o muchos núcleos. Si hay varios núcleos, éstos pueden ser iguales o diferentes, por ejemplo diploides y poliploides. Todas esas posibilidades se presentan en los protozoos. Y también la diversidad de las diferenciaciones citoplasmáticas es evidente en ellos. Mientras que los metazoos poseen una diversidad de órganos para las diferentes funciones del cuerpo, órganos que están constituidos a su vez por tejidos específicos y estrechamente dependientes unos de otros, los protozoos tienen que realizar todas las funciones sin poseer la capacidad de formar tejidos. Los protozoos son animales sin tejidos. Por ello desarrollan un volumen corporal escaso, pero pueden presentar —especialmente algunos ciliados y flagelados— una estructura celular tan diferenciada como no ha sido alcanzada por las células de los metazoos.

Si bien es posible hacer una delimitación relativamente clara, al menos en su tendencia evolutiva, entre los protozoos y los metazoos, aunque también ha habido formas de transición, la delimitación entre protozoos y organismos vegetales es mucho más difícil. También las algas son eucariontes unicelulares. La diferenciación entre animal y vegetal se basa sólo en el principio fisiológico de alimentación de la célula. Las algas puramente vegetales poseen en los plastos (cloroplastos) una capacidad asimilatoria que, bajo la acción de la energía lumínica, se hace efectiva. Son fotótrofas, y, puesto que para su alimentación no dependen de sustancias de otros seres vivientes, sino que para su metabolismo sólo necesitan compuestos inorgánicos, son también autótrofas. En cambio, los protozoos puramente animales son heterótrofos. Dependen de sustancias orgánicas o de sus productos de desecho. Si bien la mayoría de los protozoos se alimentan de forma heterótrofa, entre los protozoos ciliados, los flagelados o mastigóforos, hay numerosas especies que están capacitadas para un modo de vida autótrofo y heterótrofo. Se designan generalmente con el nombre de mixótrofos y son plantas y animales a un mismo tiempo, por lo cual HAECKEL introdujo el término protistos para estos organismos. En los protistos no existe todavía la diferenciación entre animal o vegetal. Cuán insegura es la diferenciación entre animal y planta a base de la fisiología de la alimentación lo demuestra el hecho de que tanto las bacterias procariotas como los hongos eucariotas son heterótrofos, y que algunos flagelados pueden ser autótrofos o heterótrofos según las condiciones de vida.

Principios en la sistemática de los protozoos

La sistemática clásica de los protozoos se basa en sus orgánulos de movimiento, así como en la aparición de estadios resistentes encapsulados. Los flagelados y los ciliados están caracterizados por la posesión de orgánulos de movimiento filiformes y oscilantes. Éstos son relativamente largos en los flagelados, generalmente más largos que el cuerpo celular, y se denominan flagelos (fig. 1a). Los orgánulos de movimiento de los ciliados son mucho más cortos que el cuerpo celular y se denominan cilios (fig. 1c).

Los rizópodos muestran corrientes citoplasmáticas periféricas que sobresalen transitoriamente del cuerpo protoplasmático y que pueden ser reconstruidas. Tales orgánulos de movimiento se denominan pseudópodos (fig. 1e) y sólo entran en función en la forma vegetativa de los protozoos, el trofozoito. En oposición al estadio vegetativo, de movimiento, muchos protozoos pueden rodearse de una cápsula externa. Esta forma inmóvil se denomina quiste (fig. 1b, d, f). Mediante la formación de quistes los protozoos son resistentes a las condiciones ambientales desfavorables. Por desprendimiento de la membrana los quistes se convierten de nuevo en estadios vegetativos.

Los esporozoos no se caracterizan por sus orgánulos de movimiento, sino por su capacidad de formar esporas. Todos los esporozoos son parásitos, con un ciclo de desarrollo a menudo complicado. Las esporas, rodeadas de una envoltura rígida, se forman o bien dentro de quistes cuya aparición es inducida por la unión de estadios sexualmente diferenciados, o bien dentro de células madres plurinucleadas (fig. 1g, h). También pueden conducir a la formación de esporas las constricciones de tales células madres. En las esporas se desarrollan gérmenes, los esporozoitos, que luego penetran en un nuevo huésped para su desarrollo y con ello inician el ciclo infeccioso.

Estos principios de la ordenación sistemática de los protozoos son todavía válidos en la actualidad, a pesar de que con ellos la clasificación de algunas especies no queda clara. Otros puntos de vista adicionales para la ordenación sistemática de los protozoos, como son por ejemplo la consideración del dualismo nuclear de los ciliados, que poseen un micro y un macronúcleo, o los análisis estructurales realizados con el microscopio electrónico, sólo han podido prestar una ayuda condicionada a la sistemática. No es de extrañar que todavía queden cuestiones por resolver, puesto que a causa de la fragilidad del cuerpo de los protozoos sólo disponemos de su imagen actual, a excepción de algunos esqueletos y conchas, y faltan prácticamente los hallazgos paleontológicos para la filogenia, o sea la historia del fílum. Debido a ello la ontogenia, o sea la historia evolutiva de las especies recientes, vivientes en la actualidad, adquiere un significado especial para el enjuiciamiento de las relaciones sistemáti-

cas. Esto es especialmente válido para los ciclos evolutivos de los espo-
rozoos. Para la sistemática de los flagelados, la falta o la presencia de
plastos constituye una importante base, así como los flagelos y el aparato
nuclear. Los rizópodos se distinguen por la formación de pseudópodos,
así como por sus orgánulos de envoltura y sostén. Para los ciliados tiene
importancia sistemática, junto a la posesión de cilios, la estructura y situa-
ción del citostoma o boca celular, pero también la estructura del aparato

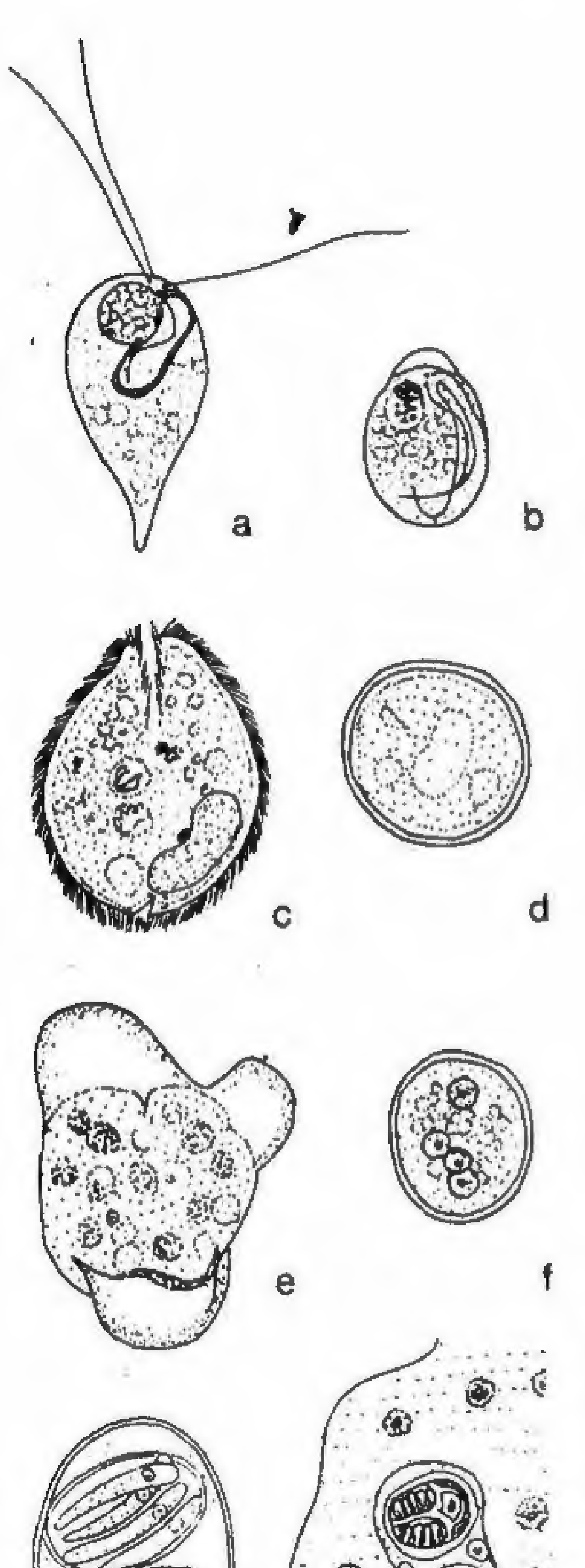


FIG. 1. **Las clases de los protozoos.** a-b **Flagelados** o **Mastigóforos**: **a** forma vegetativa de *Chilomastix mesnili*, **b** quiste. c-d **Ciliados** o **Cilióforos**: **c** forma vegetativa de *Balantidium coli* (30-150 μm), **d** quiste. e-f **Rizópodos**: **e** forma vegetativa de *Entamoeba histolytica* (forma invasora de tejidos, con eritrocitos fagocitados), **f** quiste maduro. g-h **Esporozoos**: **g** oocisto con 2 esporas y 4 esporozoitos en cada una de ellas, de *Isospora bigemina*, **h** esporoblasto con 2 esporas que encierran un esporozoito cada una y dos cápsulas de las esporas, en un corte del plasmodio pluricelular de *Myxobolus pfeifferi*.

nuclear y la peculiaridad de la sexualidad. El dualismo nuclear de los ciliados típicos dio lugar a que éstos se separaran como división citoideos o heterocariotas de la división citomorfos o plasmodromos, en la que se agruparon los flagelados, rizópodos y esporozoos. Esta separación tan marcada ya no está justificada en la actualidad pues se ha indicado que también en los foraminíferos, que pertenecen a los rizópodos, puede haber un dualismo nuclear.

Debido a los descubrimientos que se van sucediendo y a la valoración subjetiva de los caracteres que constituyen la base de la sistemática, dentro de cada una de las clases de protozoos se han ido haciendo nuevas subdivisiones. Aquí debe tenerse en cuenta si la división sistemática debe servir a una introducción general a la protozoología o al especialista. A este último le remitimos a la sistemática confeccionada por encargo de la Society of Protozoologists,* mientras que en el marco de nuestro libro no puede seguirse una descripción tan detallada. Mientras que la mayoría de los sistemas propuestos, al igual que en la presente obra, dividen el fílum protozoos en cuatro clases, existe también la propuesta de dividir el subreino protozoos en cuatro fílums.

* Véase: Bibliografía. pág. 212.

REINO ANIMAL. FILUM 1: PROTOZOOS

Clase 1: Flagelados (Cohn 1853) o Mastigóforos (Diesing 1865)

Sistemática de los flagelados

Subclase 1: Fitomastigóforos (Calkins 1909)

Los fitomastigóforos o fitoflagelados son flagelados con portadores de pigmentos denominados comúnmente cromatóforos o plastos. Los fitoflagelados son autótrofos o mixótrofos. Cuando los flagelados mixótrofos pueden alimentarse en la oscuridad de forma puramente heterótrofa se denominan además anfítrofos. Algunos flagelados heterótrofos se clasifican con los fitomastigóforos cuando morfológicamente es todavía reconocible su parentesco con los flagelados coloreados. No todos los fitoflagelados coloreados tienen color verde. Si tienen otra coloración, los plastos, en oposición a los cloroplastos verdes, reciben el nombre de cromoplastos.

Orden 1: Crisomonadinos (Stein 1878), figs. 2 y 3

El nombre crisomonadinos se refiere a los cromoplastos, que son generalmente amarillentos o parduscos. En la base del flagelo puede haber una mancha ocular roja (estigma). Las especies de agua dulce poseen a menudo una vacuola pulsátil. Como producto característico del metabolismo se deposita leucosina, probablemente un hidrato de carbono, que en la preparación fresca es muy brillante, y también aceite y grasa, pero nunca almidón. Es frecuente la formación de colonias. También algunas especies pueden formar pseudópodos o bien pasar al estado ameboide. Los crisomonadinos son principalmente protozoos de agua dulce. Se distinguen los **Cromulínidos:** con un solo flagelo en el extremo (figs. 2a-e, 3a-b). **Isocrisídidos:** con 2 flagelos de igual longitud (figs. 2f-h, 3c). **Ocromonádidos:** con 2 flagelos desiguales, flagelo principal y flagelo secundario (figuras 2i-m, 3d-f). **Cocolitofóridos:** con caparazón compuesto de cocolitos (plaquitas de carbonato cálcico), principalmente marinos (figuras 2n, 3g-h). **Silicoflagélidos:** marinos, con esqueleto formado de varillas silíceas huecas (fig. 2o-p). Los **Rizocrísidos** son completamente diferentes; en ellos, debido a la pérdida de los flagelos sólo existe el estado ameboide (fig. 2q). Si perdieran también los cromatóforos serían verdaderos rizópodos.

Orden 2: Heterocloridinos (Pascher 1912), fig. 4

En los heterocloridinos se reúnen relativamente pocas especies, las cuales, como su nombre indica, poseen cromatóforos verde amarillentos. Al igual que en los crisomonadinos, la envoltura del quiste se origina primero en la periferia, dentro del cuerpo celular. Consiste en dos medias conchas silíceas. Las especies típicas poseen un flagelo principal y un flagelo secundario. También los heterocloridinos comprenden especies que, por la pérdida de los flagelos, son transitoriamente ameboides o sólo ameboides. Se encuentran en agua dulce o en agua de mar. Como sustancias de reserva se forman también leucosina y aceite.

Orden 3: Criptomonadinos (Stein 1878), fig. 5

En los criptomonadinos típicos la boca celular o citostoma se halla en el extremo de una citofaringe en forma de embudo que se origina como continuación de un surco ventral anterior. Los criptomonadinos son asimétricos, de forma que el lado ventral y el dorsal pueden ser diferentes. En la pared de la citofaringe hay eyectisomas (véase fig. 137e) que son descargados por estímulos químicos. En el fondo de la citofaringe surgen 2 flagelos desiguales que como rizoplasto pueden llegar hasta el núcleo en el plasma del cuerpo celular. Los cromatóforos pueden ser amarillentos, rojizos, pardos, azulados o verdes. Los productos de asimilación son o bien almidón o hidratos de carbono amiloides, grasa y aceite. La alimentación es autótrofa y mixótrofa, y, en algunas especies que carecen de cromatóforos (véase fig. 5b), también heterótrofa. Algunas especies poseen un estigma. La vacuola pulsátil se encuentra delante, o a veces también detrás en el cuerpo celular. Las formas ameboides se presentan raramente. Hay especies de agua dulce y especies de agua salada.

Orden 4: Dinoflagelados (Bütschli 1885), figs. 6-8

La palabra dinoflagelados significa animales flagelados con movimiento rotatorio. Los dinoflagelados tienen dos flagelos, de los cuales uno, el flagelo ecuatorial, rodea al cuerpo como un cinturón, y el otro cuelga libre por detrás y se denomina flagelo longitudinal, flagelo de arrastre o gubernáculo. En las formas típicas los flagelos se encuentran en surcos del cuerpo. Los dinoflagelados son abundantes en el mar, pero también en el agua dulce. Las formas de superficie poseen por lo común varios cromatóforos pequeños, de color pardo, y son autótrofas o mixótrofas. Muchos de ellos poseen un estigma. Las especies de aguas profundas y las parásitas son incoloras y heterótrofas. Los dinoflagelados pueden tener un caparazón parecido a una armadura o pueden ser desnudos. La armadura consiste en celulosa y acumulaciones orgánicas, con poros

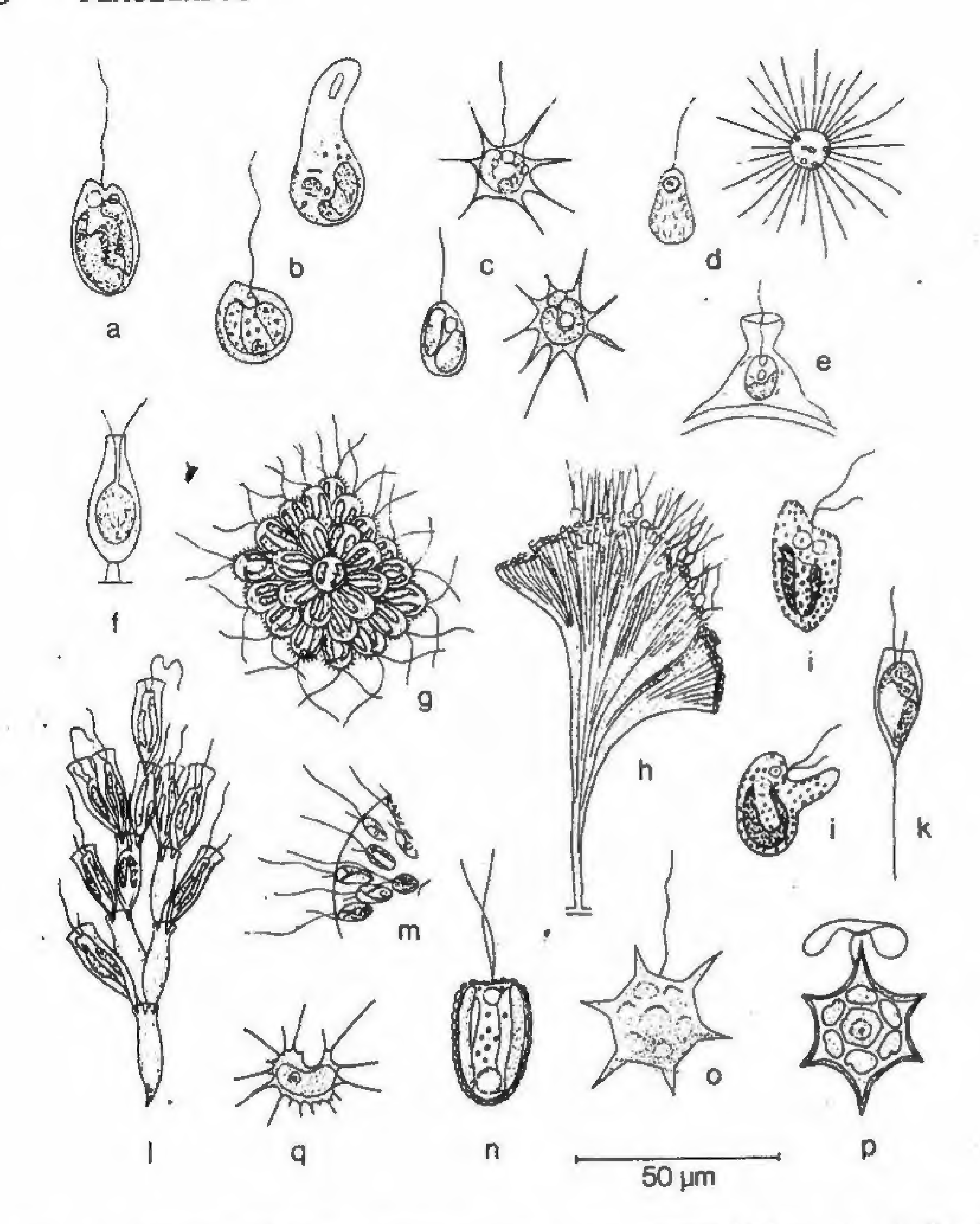


FIG. 2. **Crisomonadinos.** Aumento 400×. a-e **Cromulínidos,** con 1 flagelo: **a** *Chromulina freiburgensis,* con un gran cromatóforo y una vacuola pulsátil en la parte anterior. **b** *Chromulina pascheri,* también estadio ameboide con cromatóforo, **c** *Chrysamoeba radians,* estadio flagelado de mónada, forma ameboide con pseudópodos, forma de ameba flagelada = mastigameba. **d** *Ciliophrys marina,* incoloro, marino. Estadio de heliozoo con finos pseudópodos (axópodos) y forma flagelada. **e** *Chrysopyxis cyathus,* fijado, con caparazón. f-h **Isocrisídidos,** con 2 flagelos iguales: **f** *Derepyxis amphora,* con caparazón, fijado. **g** *Synura uvella,* flagelado con escamas silíceas, formación de colonias. **h** *Rhipidodendron splendidum,* colonia con flagelados que en parte salen de la colonia y tubos gelatinosos que quedan vacíos. i-m **Ocromonádidos,** con flagelo principal y flagelo secundario: **i** *Ochromonas fragilis,* la forma inferior con pseudópodo. **k** *Stylopxis mucicola,* solitario, con caparazón. **l** *Dinobryon sertularia,* colonia que nada libremente dentro de una envoltura celulósica. **m** *Uroglenopsis europaea,* colonia que nada libremente dentro de una esfera gelatinosa (corte). n **Cocolitofóridos: n** *Hymenomonas roseola,* rodeado de cocolitos en forma

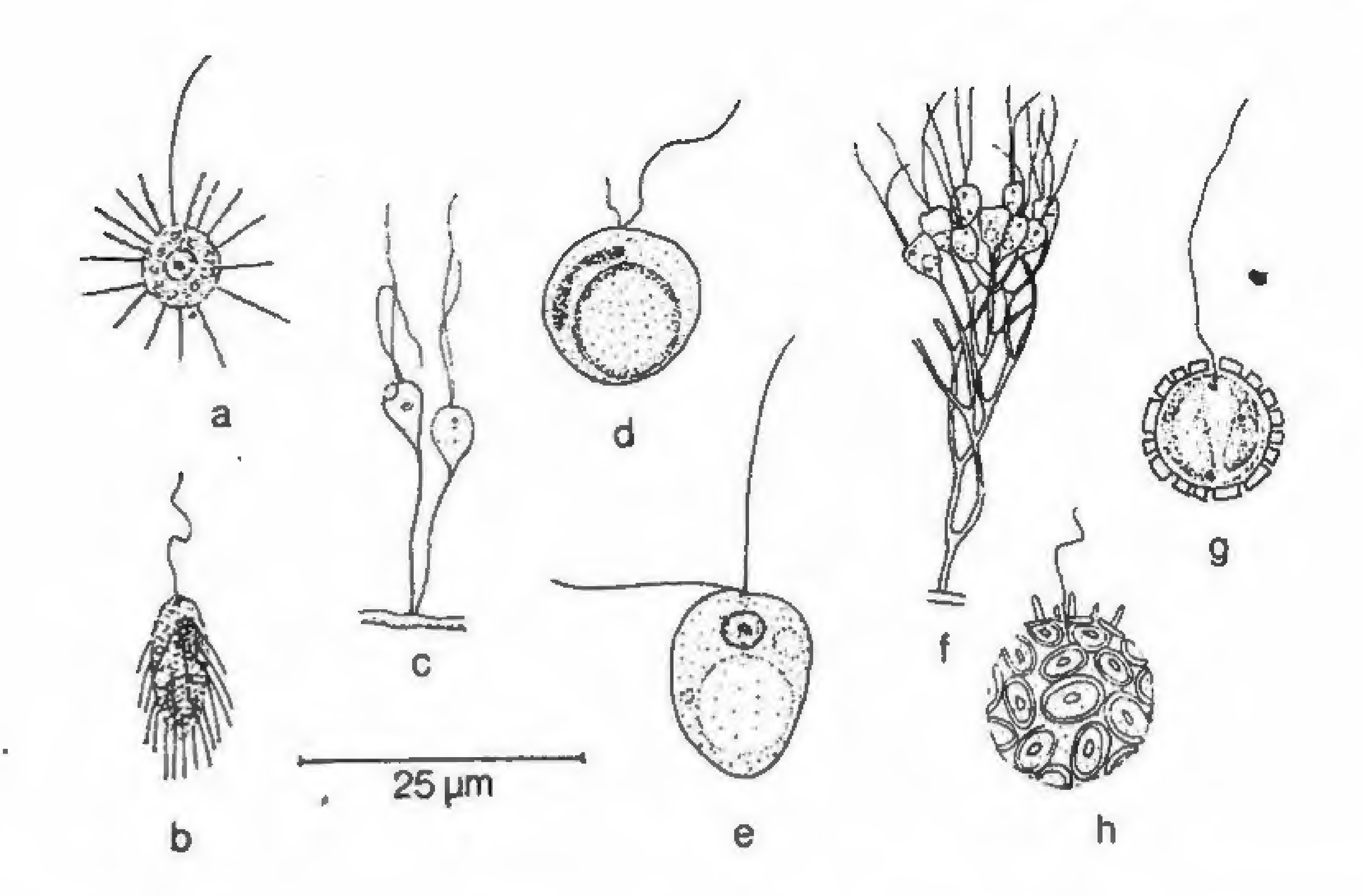


FIG. 3. **Crisomonadinos.** Aumento 800×. a-b **Cromulínidos: a** *Actinomonas mirabilis,* parecido a un heliozoo, con pseudópodos radiales, de vida libre o fijo mediante un pseudópodo. **b** *Mallomonas dentata,* con escamas y agujas silíceas, planctónico. c **Isocrisídidos: c** *Amphimonas globosa,* solitario, se fija mediante el extremo posterior parecido a un pedículo. d-f **Ocromonádidos: d** *Ochromonas granularis,* cromatóforo alargado, comprimido por una gran masa redonda de leucosina. **e** *Monas vulgaris,* sin cromatóforo, en medios pútridos (heces). **f** *Dendromonas virgaria,* colonia fija, ramificada. g-h **Cocolitofóridos: g** *Pontosphaera heackeli,* aspecto en sección transversal, con envoltura de cocolitos, cromatóforos en el interior. **h** *Syracosphaera pulchra,* algunos cocolitos con púas.

para los finos pseudópodos. En los **Prorocéntridos** el caparazón está formado por dos valvas unidas por una costura. Los flagelos, todavía situados atípicamente, salen por el polo anterior (fig. 6c). En los **Dinofísidos** sobresalen unas prolongaciones reforzadas laterales en la costura sagital que une las dos valvas, y por entre ellas pasa el flagelo longitudinal. En el extremo anterior, dos prolongaciones reforzadas, en forma de anillo, constituyen el surco para el flagelo ecuatorial (fig. 6a-b). Los **Peridínidos** poseen caparazones constituidos por placas rígidas (figs. 6d-e, 7a-b). Los **Gimnodínidos** no tienen armadura. Los flagelos se hallan en un surco transversal (cíngulo) y uno longitudinal (sulco) del cuerpo (figs. 6g-l, 7c-e). Los gimnodí-

---

de anillo, especie de agua dulce. o-p **Silicoflagélidos: o** *Distephanus speculum,* esqueleto silíceo reticulado en forma semiesférica. **p** *Dictyocha speculum,* en el interior del esqueleto silíceo están representados el núcleo y los cromatóforos. q **Rizocrísidos,** ameboides nunca flagelados: **q** *Rhizochrysis scherffeli,* estadio de ameba con cromatóforo.

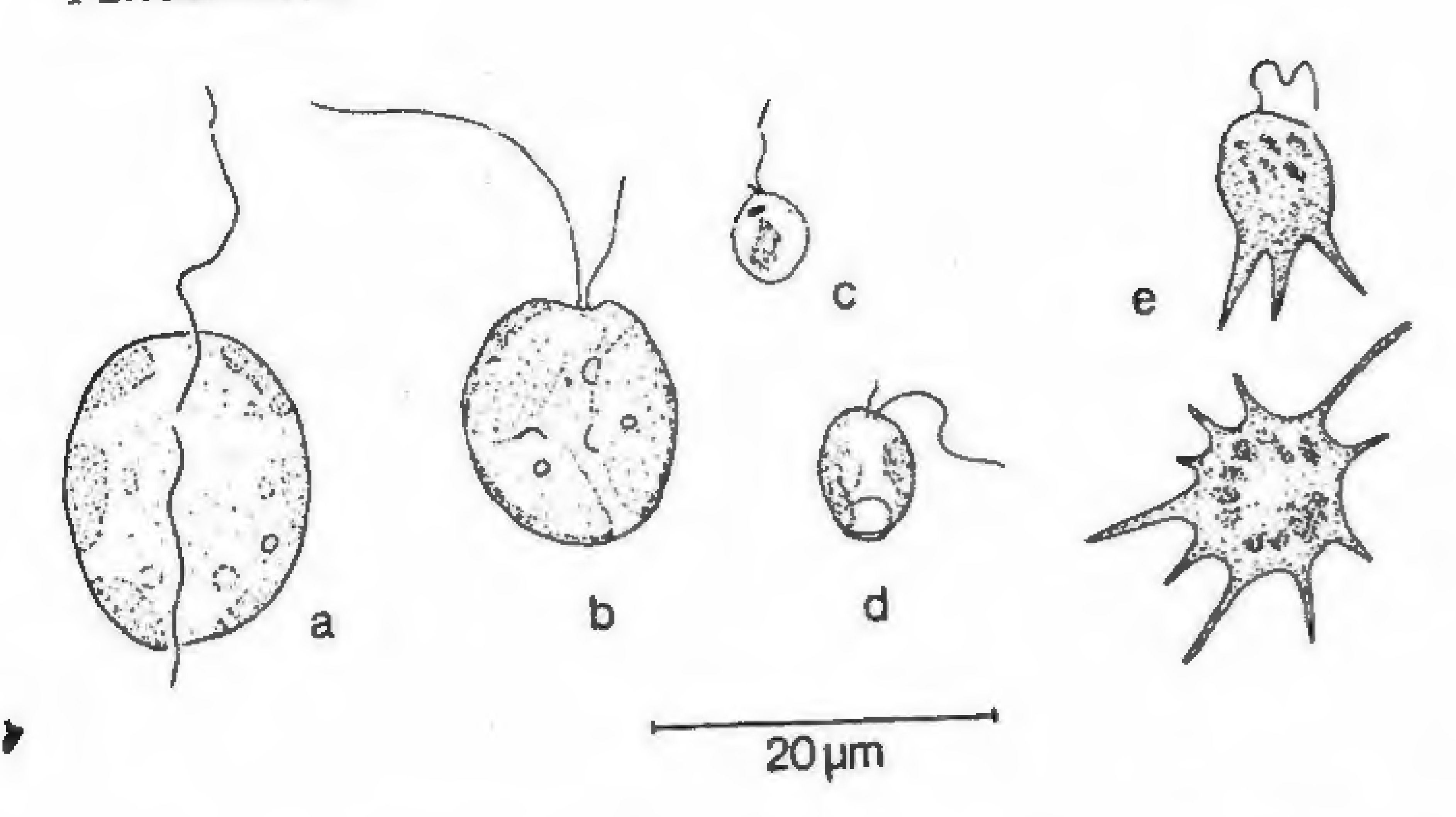


FIG. 4. **Heterocloridinos.** Aumento 1000×. a-d **Euheterocloridinos,** casi siempre con flagelos: **a** *Olisthodiscus luteus*, con 6 cromatóforos, **b** *Chlorokardion pleurochloron*, con 3 cromatóforos. **c** *Chloromeson parva*, 1 cromatóforo. **d** *Nephrochloris salina*, con 2 cromatóforos. **e** **Rizocloridinos,** sin flagelos o imperfectamente flagelados: **e** *Rhizochloris arachnoides*, la forma de la parte superior con un flagelo, la de debajo sin flagelo, ameboide.

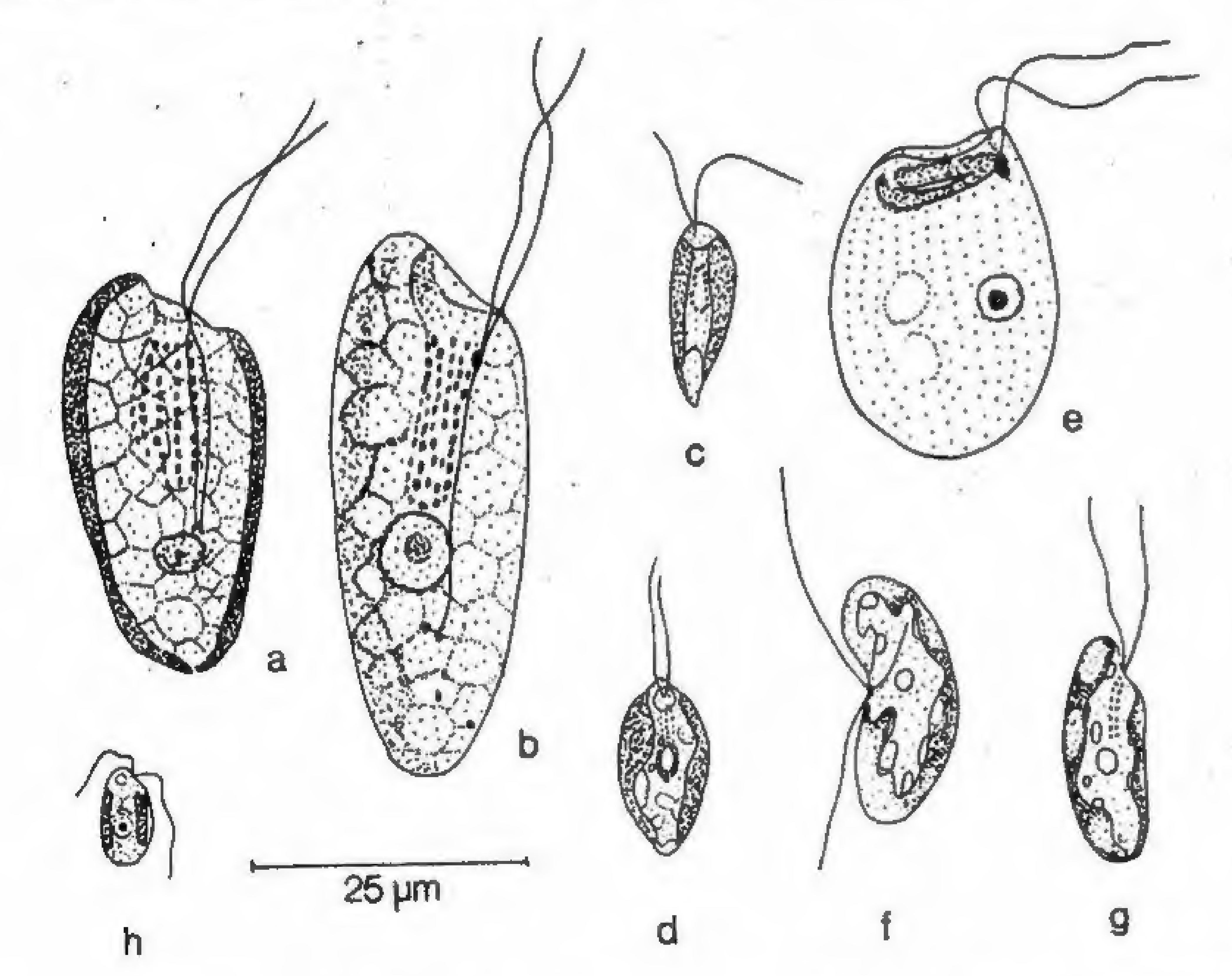


FIG. 5. **Criptomonadinos.** *Aumento* 1000×. **a** *Cryptomonas ovata*, muy a menudo en agua dulce, con cromatóforos verdosos periféricos y citofaringe típica. **b** *Chilomonas paramecium*, morfológicamente como *C. ovata*, pero sin cromatóforos, a menudo muy abundante en agua corrompida. **c** *Rhodomonas pelagica*, marino, con un cromatóforo rojo. **d** *Rhodomonas lens*, cromatóforo rojo, en agua dulce. **e** *Cyathomonas truncata*, sin cromatóforo, citofaringe ancha con un anillo de eyectisomas delante, en agua estancada. **f** *Protochrysis phaesphycearum*, sin la profunda citofaringe, cromatóforos pardoamarillentos, forma de agua dulce. **g** *Cryptochrysis commutata*, pardo a verde oliva, con citofaringe. **h** *Chrysidella schaudinni*, cromatóforos amarillentos, vive como simbionte en el foraminífero *Peneroplis pertusus*.

nidos muestran una gran variación morfológica. En las formas que habitan en aguas profundas puede haber un estigma con una lente colocada delante (figs. 6f, 139a). En algunas especies, una multiplicación de todos los orgánulos celulares conduce a la formación de individuos coloniales (fig. 6k).
Las especies parásitas sólo tienen el aspecto de dinoflagelados como individuos coloniales jóvenes (figs. 6l-o, 7e-g), pero también las formas de vida libre pueden experimentar una transformación en su aspecto (fig. 8a-b). Como sustancia de reserva los dinoflagelados forman grasas y también almidón.

Orden 5: Euglenoidinos (Blochmann 1895), figs. 9-10.

Los euglenoidinos reciben su nombre de la mancha ocular roja, amarillenta o pardusca que poseen las especies coloreadas de verde. La forma de los euglenoidinos es comúnmente alargada, a menudo espiralada, más o menos reforzada por una película de estructura en espiral. En la parte anterior hay una invaginación en forma de saco, de cuyo fondo surgen 1 ó 2 flagelos. Este sáculo de los flagelos sirve también como citofaringe, ya que la mayoría de las formas son mixótrofas y, por ello, toman también alimento sólido. Las formas que carecen de cromatóforos son sólo heterótrofas. Los euglenoidinos son principalmente protozoos de agua dulce. Como sustancia de reserva forman paramilo, parecido al almidón. Los **Euglénidos** comprenden las especies coloreadas y las que, sin tener cromatóforos, son parecidas a las coloreadas (figs. 9a-m, 10a-c). Los **Peranémidos** son euglenoidinos incoloros que no tienen formas paralelas entre las especies coloreadas (fig. 9m-r).

Orden 6: Cloromonadinos (Klebs 1892), fig. 11

Los cloromonadinos constituyen un pequeño grupo de flagelados con cromatóforos verdes, pequeños y discoidales, que se tiñen de color verde azulado si se les añade ácido. Como productos del metabolismo almacenan aceites y nunca almidón o hidratos de carbono parecidos al almidón. Morfológicamente son parecidos a los euglenoidinos; son principalmente habitantes del lodo en las aguas dulces.

Orden 7: Fitomonadinos (Blochmann 1895), figs. 12-15

También los fitomonadinos son principalmente mixótrofos. Los plastos, por lo general ciatiformes, son de color verde hierba. Como

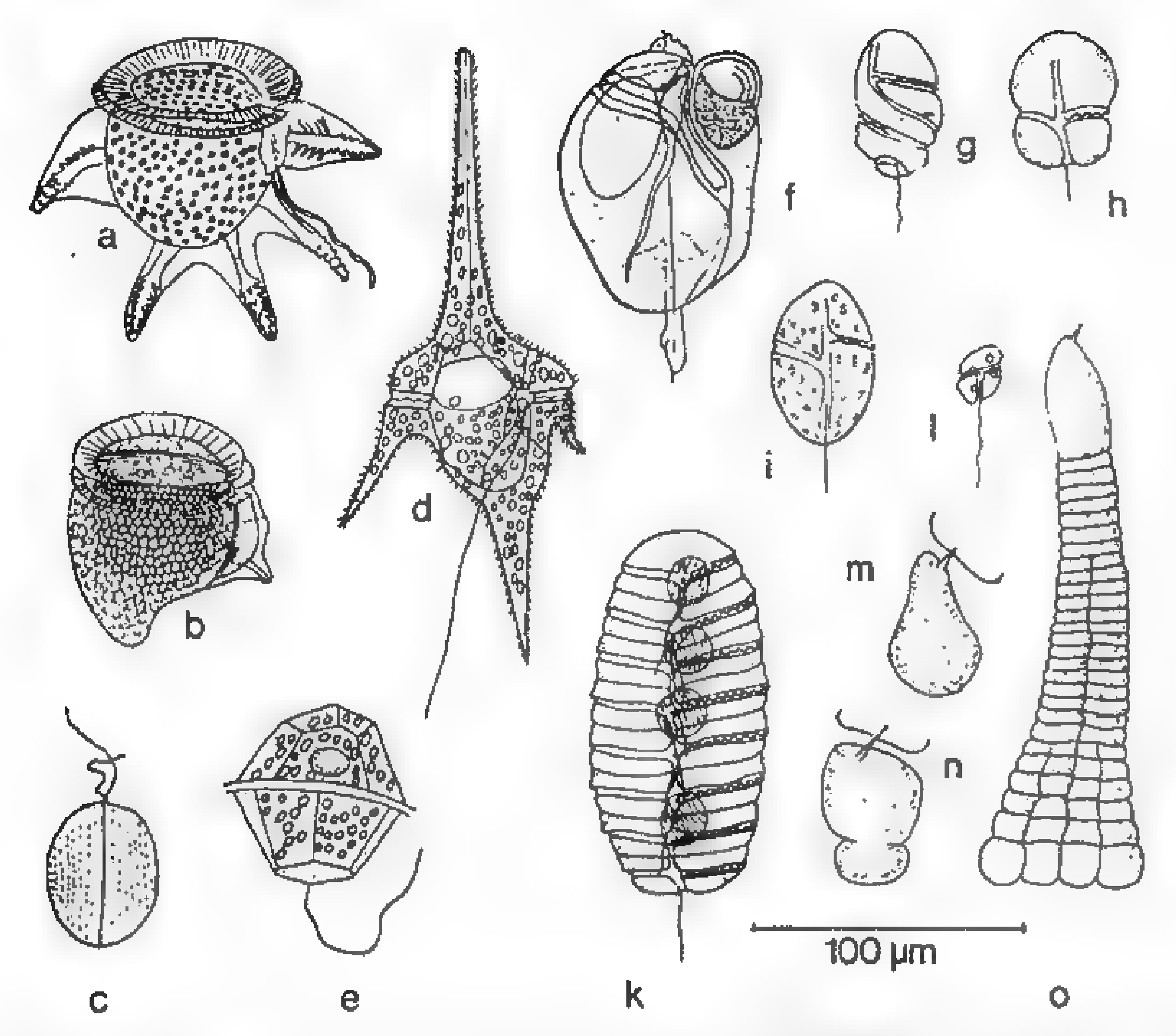


Fig. 6. **Dinoflagelados.** Aumento 200×. a-b **Dinofísidos,** en el extremo anterior y a los lados prolongaciones reforzadas. Marinos, pelágicos: **a** *Phalacroma jourdani.* **b** *Phalacroma mitra.* c **Prorocéntridos,** flagelos libres en el polo anterior, sin surcos para los flagelos: **c** *Exuviaella marina,* marino. d-e **Peridínidos,** caparazones constituidos por placas rígidas: **d** *Ceratium hirundinella,* caparazón con prolongaciones córneas que varían morfológicamente según dónde se encuentran y según la estación del año, en agua dulce y salada. **e** *Goniodoma acuminata,* también en agua dulce y salada. f-o **Gimnodínidos,** sin caparazón, en agua dulce y en agua de mar: **f** *Erythropsis cornuta,* además de los flagelos posee un tentáculo dirigido hacia atrás. Arriba a la derecha mancha ocular con lente hialina, marino. **g** *Cochliodinium lebourae,* el surco ecuatorial es espiralado, sin cromatóforos, marino. **h** *Gymnodinium dissimile,* con surco ecuatorial recto, sin cromatóforos, **i** *Gymnodinium racemosus,* con cromatóforos. **k** *Polykrikos schwartzi,* forma marina con multiplicación del núcleo, de los flagelos y de los surcos para los flagelos = individuo colonial. l-o *Haplozoon clymenellae,* parásito en el intestino de los poliquetos. La zoóspora (**l**, aumento 500×), que tiene forma de *Gimnodinium,* se fija mediante un estilete en la pared intestinal (**m**) y, con la pérdida de los flagelos, se convierte en un trofocito del que por división se originan numerosas células (**n-o**). Las células distales (esporocitos) tienen cuatro núcleos y se desprenden. De ellas, en el agua, salen las zoósporas móviles (**l**).

sustancia de reserva se forma almidón verdadero, al igual que en las plantas superiores. Las especies incoloras son heterótrofas, saprozoicas. Las formas ameboides se presentan sólo raramente. Los fitomonadinos acostumbran a ser pequeños pero en algunas especies forman colonias grandes. Los **Poliblefarídidos** no poseen nin-

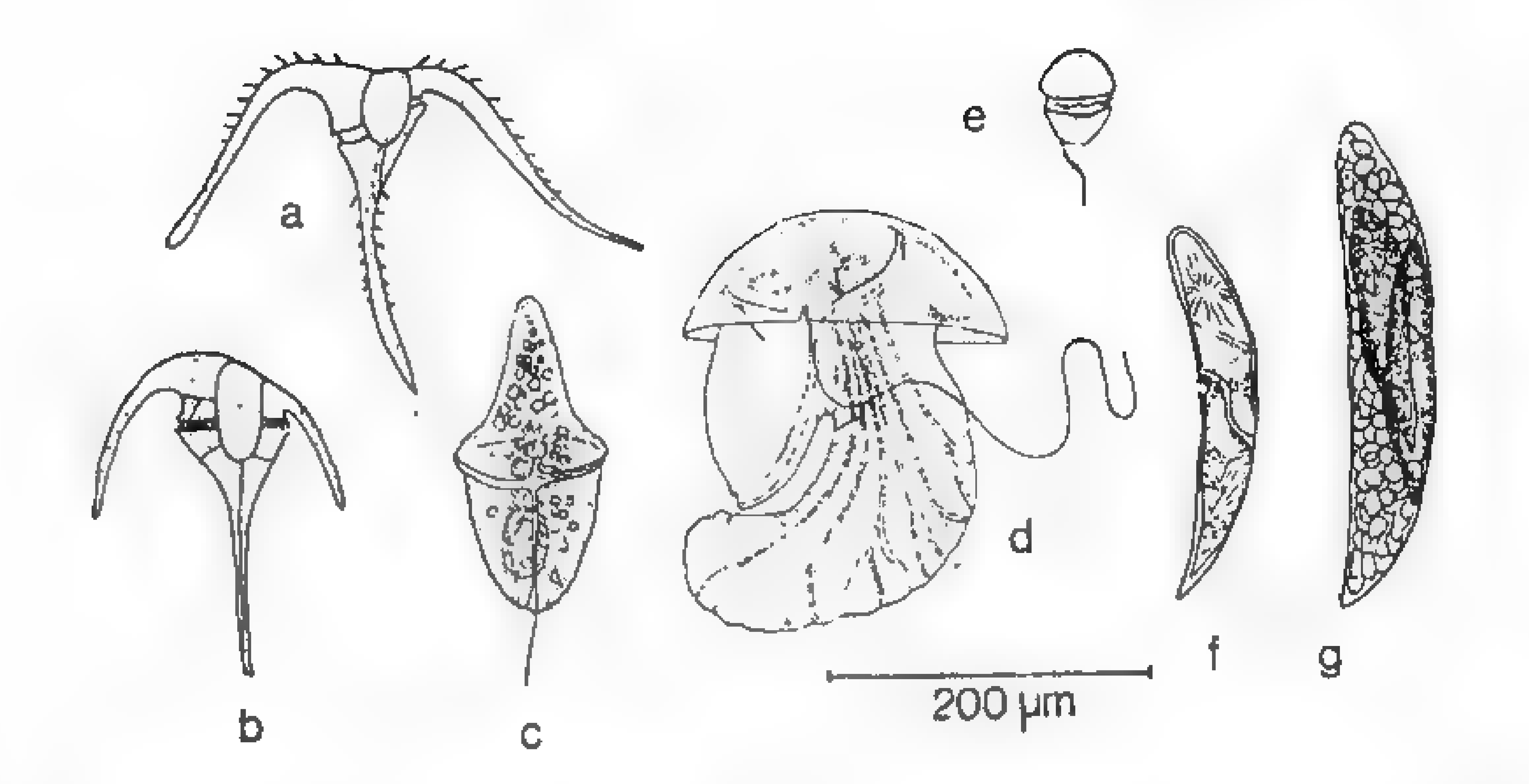
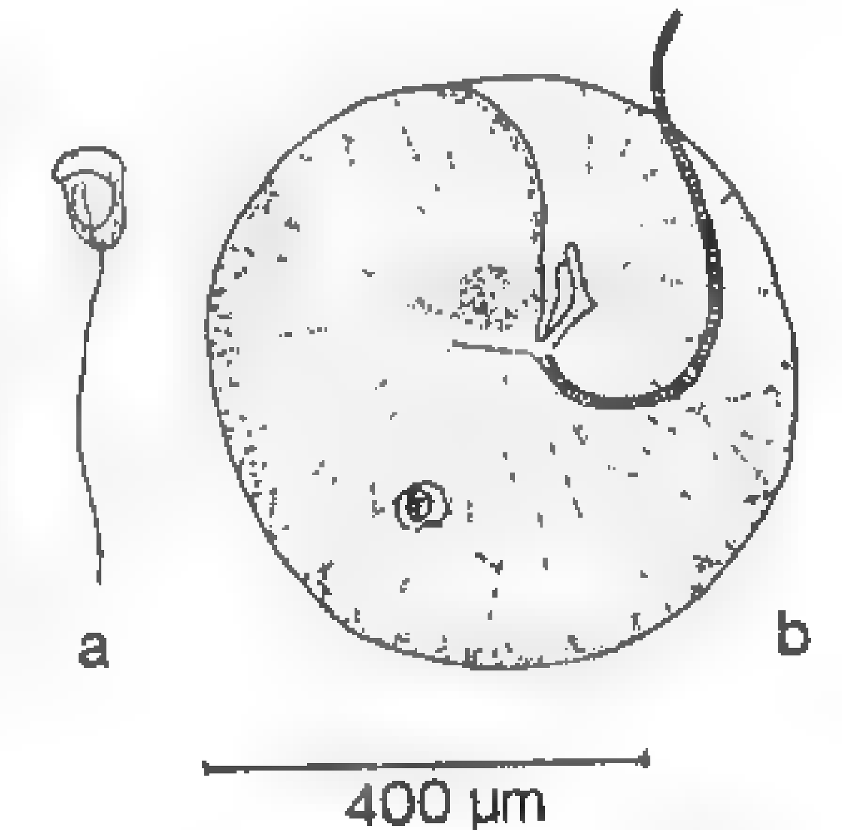


Fig. 7. **Dinoflagelados.** Aumento 100×. a-b **Peridínidos: a** *Ceratium longipes,* marino. **b** *Ceratium tripos,* marino. c-g **Gimnodínidos: c** *Gymnodinium dogieli,* marino, con surco central para el flagelo. **d** *Pomatodinium impatiens,* marino, con caparazón plano por encima. e-g *Blastodinium spinulosum,* parásito que vive en el lumen del intestino de los copépodos, con cromatóforos pardo amarillentos, (**e**, aumento 800×) zoóspora flagelada y móvil, (**f**) trofocito joven, sin flagelo, en el lumen del intestino, con surco espiralado, (**g**) estadio maduro en el lumen del intestino. Por medio de divisiones repetidas se originaron 2 nuevos trofocitos y numerosos esporocitos que, al estallar la envoltura materna, se convierten en las zoósporas flageladas (**e**).

Fig. 8. **Dinoflagelados,** aumento 50×. **Gimnodínidos:** a-b *Noctiluca miliaris,* marino, **a** forma juvenil con un flagelo = zoóspora (aumento 200×). **b** fase de madurez, plasma central con ramificaciones reticulares dentro de una esfera gelatinosa, con peristoma entallado y dentro de él un cono parecido a un diente y un flagelo rudimentario. Provisto de un tentáculo cintiforme, estriado transversalmente. *N. miliaris* es la causa de fosforescencias en el mar. Es especialmente abundante cerca de las costas.



guna membrana celulósica. Por lo general tienen 4 ó más flagelos (figuras 12a-b, 13a-b). Son principalmente marinos. Los **Clamidomonádidos** suelen poseer 2 flagelos y una membrana celulósica. Viven principalmente en aguas dulces (figs. 12c-f, 13c-f). Los **Volvócidos** corresponden como individuo unicelular a los clamidomonádidos con cloroplastos verdes y estigma. En la multiplicación celular se forman asociaciones coloniales en las que, en algunas especies, se presenta una diferenciación morfológica y fisiológica de las células (figs. 14a-e, 15a-e). Los volvócidos se encuentran solamente en aguas dulces.

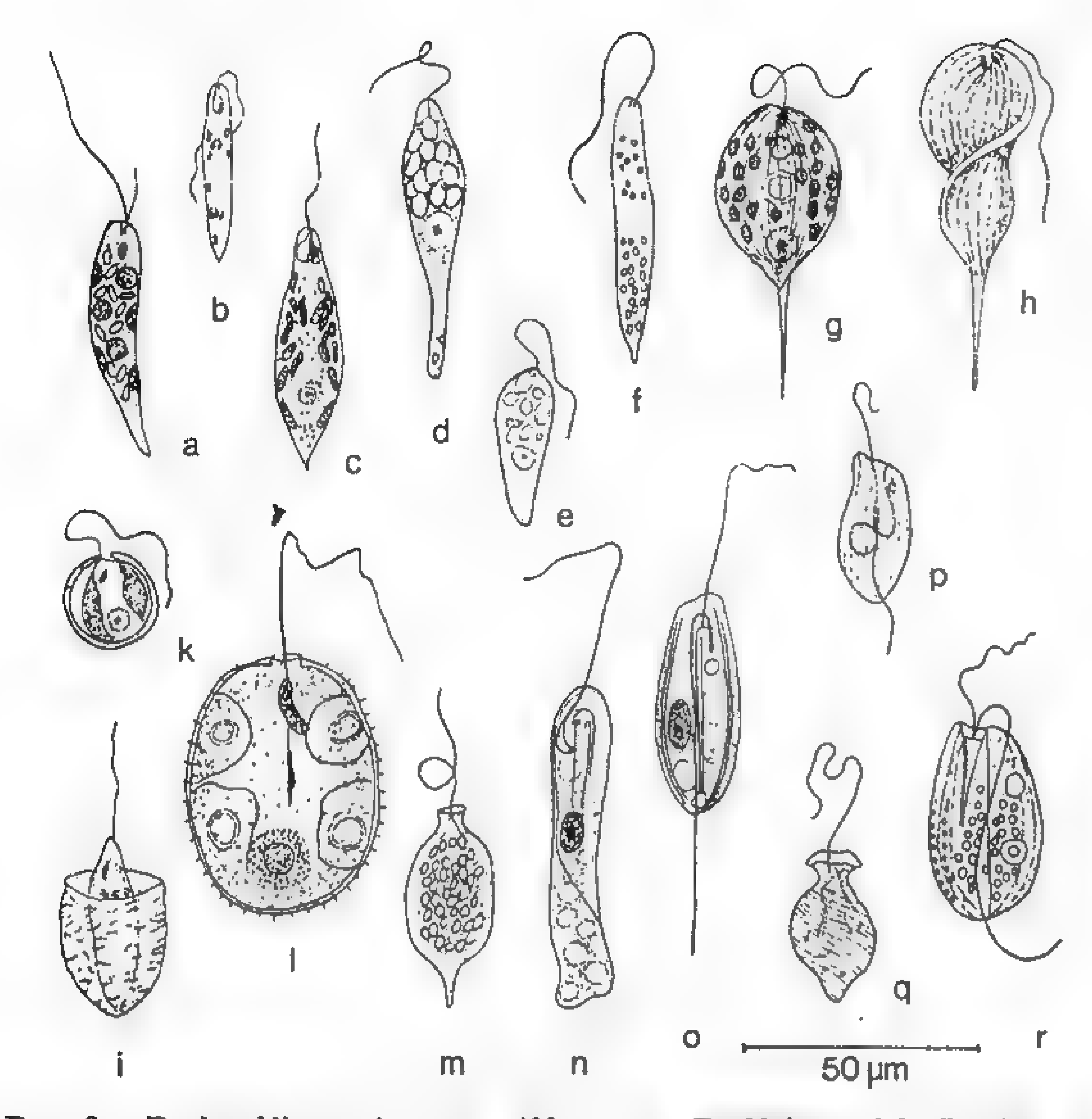
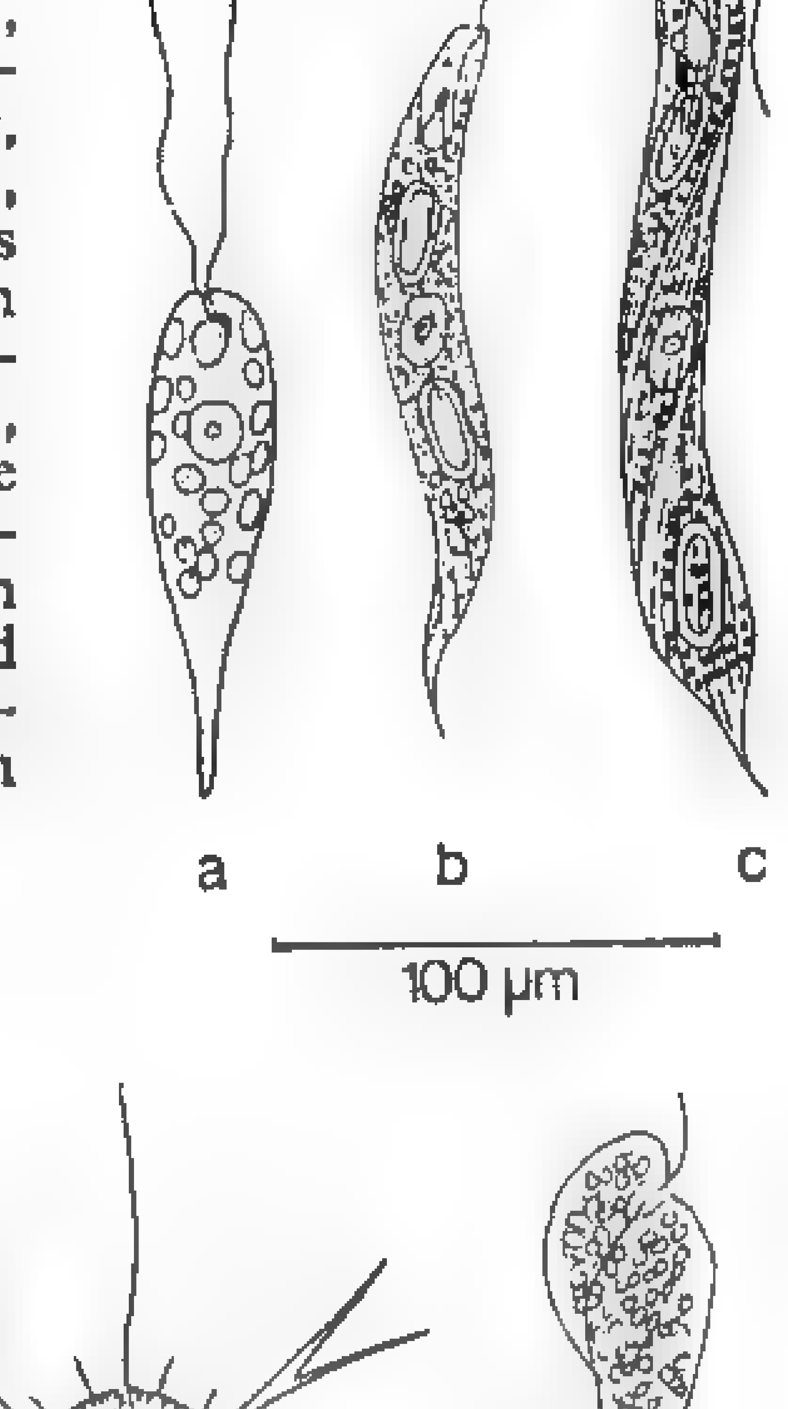


FIG. 9. **Euglenoidinos.** Aumento 400×. a-m **Euglénidos,** 1-2 flagelos, con cromatóforos o incoloros: **a** *Eutreptia marina,* con 2 flagelos desiguales, marino. **b** *Euglena gracilis,* 1 flagelo largo, cromatóforos fusiformes. **c** *Euglena viridis,* redondeado por delante y aguzado por detrás, cromatóforos alargados dispuestos formando una estrella. **d** *Astasia klebsi,* sin cromatóforos ni estigma, forma parecida a *Euglena,* fusiforme, en aguas estancadas. **e** *Astasia comma* incoloro, por lo general en forma de porra, en agua dulce entre hojas en descomposición. **f** *Astasia longa,* incoloro, achaflanado por delante, aguzado por detrás, flagelo fuerte; en aguas pantanosas. **g** *Phacus longicaudus.* Las especies de *Phacus* son rígidas debido a la dureza de la película, tienen cromatóforos en forma de plaquitas. *P. longicaudus* tiene una púa terminal larga; en lagunas y pantanos. **h** *Phacus tortus,* cuerpo espiralado con un giro de unos 360°, muy extendido en las aguas dulces. **i** *Klebsiella alligata,* con cromatóforos y estigma como *Euglena* pero con el extremo posterior anclado en un caparazón abierto, en agua estancada. **k** *Trachelomonas volvocina.* Los organismos de este género tienen un caparazón rígido, permanente y de color pardo con una abertura en forma de garganta para que salga por ella el flagelo. *T. volvocina,* con numerosos cromatóforos, estigma por lo general en forma de bastoncillo, concha lisa, oscura, de esférica a elíptica, en agua dulce. **l** *Trachelomonas hispida,* con caparazón reforzado con púas, cromatóforos grandes, forma de agua dulce. **m** *Trachelomonas urceolata,* caparazón liso, vasiforme, aguzado por detrás, cromatóforos grandes. n-r **Peranémidos,** siempre sin cromatóforos, la toma de alimento se efectúa a través de la citofaringe (sáculos de los flagelos): **n** *Peranema trichophorum,* un flagelo libre

FIG. 10. **Euglenoidinos.** Aumento 200×. a-c **Euglénidos: a** *Eutreptia viridis,* cromatóforos verdes, discoidales, estigma rojizo, 2 flagelos de igual longitud, en agua estancada. **b** *Euglena spirogyra,* cuerpo ligeramente estrechado en la parte anterior, aguzado por detrás, flagelo corto, numerosos cromatóforos discoidales, película amarillenta con hileras de excrecencias en espiral, delante y detrás del núcleo hay un gran depósito de paramilo, en ciénagas y zanjas. **c** *Euglena oxyuris,* especie particularmente grande, a veces de hasta casi medio milímetro de longitud. Película estriada en espiral, el flagelo tiene una longitud de la mitad de la del cuerpo, muchos cromatóforos discoidales. Delante y detrás del núcleo hay una gran acumulación de paramilo. En agua estancada.



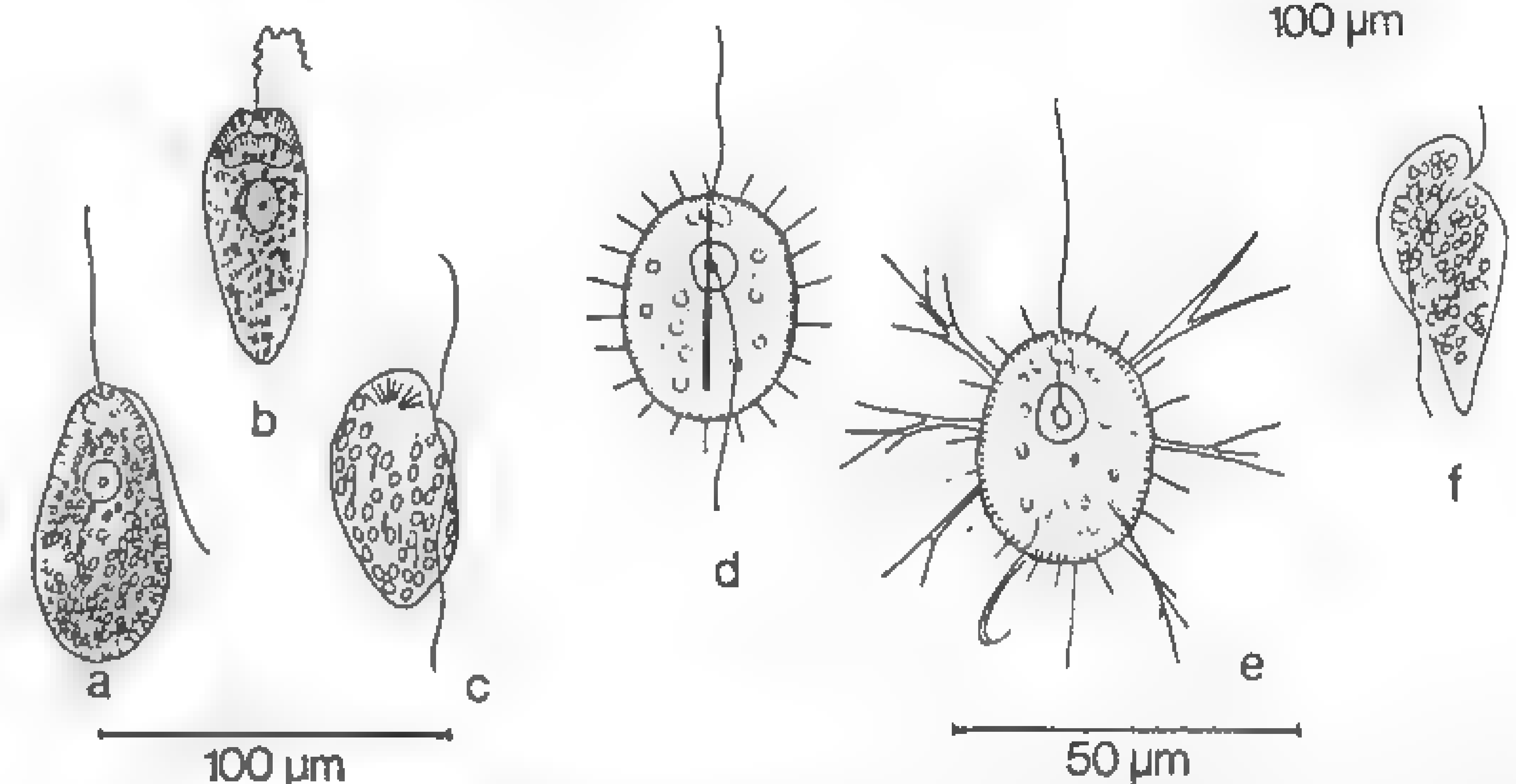


FIG. 11. **Cloromonadinos.** a-c aumento 200×, d-f aumento 400×, **a** *Vacuolaria virescens,* los dos flagelos casi de la misma longitud, numerosos cromatóforos, vive en estanques y en el barro. **b** *Gonyostomum semen,* el gubernáculo no se ve en la figura, numerosos cromatóforos con extrusomas en el plasma, vive en charcas entre plantas en descomposición. **c** *Merotrichia capitata,* con tractelo y gubernáculo, cromatóforos, extrusomas en forma de abanico en el extremo anterior, vive en el agua y en el barro. **d** *Thaumatomastix setifera,* incoloro, heterótrofo verdadero, superficie celular con cerdas, 2 flagelos; **e** la misma especie pero habitante en el barro y con pseudópodos libres. **f** *Chattonella subsalsa,* con cromatóforos en la periferia, invaginación ventral por donde corren los flagelos (tractelo y gubernáculo) en estanques y charcas.

---

en el extremo anterior y el segundo flagelo hacia atrás, pero visible junto a la película. En la parte anterior del cuerpo hay un orgánulo en forma de bastoncito (órgano bacilar) para refuerzo de la citofaringe, en el plasma se deposita paramilo. A menudo en aguas estancadas. **o** *Anisonema truncatum,* rígido, aplanado, asimétrico, con órgano bacilar. El flagelo de arrastre (gubernáculo) es más consistente que el flagelo libre (flagelo motor, tractelo) del extremo anterior, a menudo en agua estancada. **p** *Marsupiogaster striata,* también con dos flagelos, asimétrico, con el citostoma hasta la mitad del cuerpo, forma de agua dulce. **q** *Urceolus cyclostomus,* el citostoma se ensancha y forma un embudo, cuerpo casi rígido, vasiforme, 1 flagelo, en estanques y pantanos, **r** *Entosiphon sulcatum,* cuerpo rígido, surcado, con citofaringe profunda, 2 flagelos, el gubernáculo muy largo.

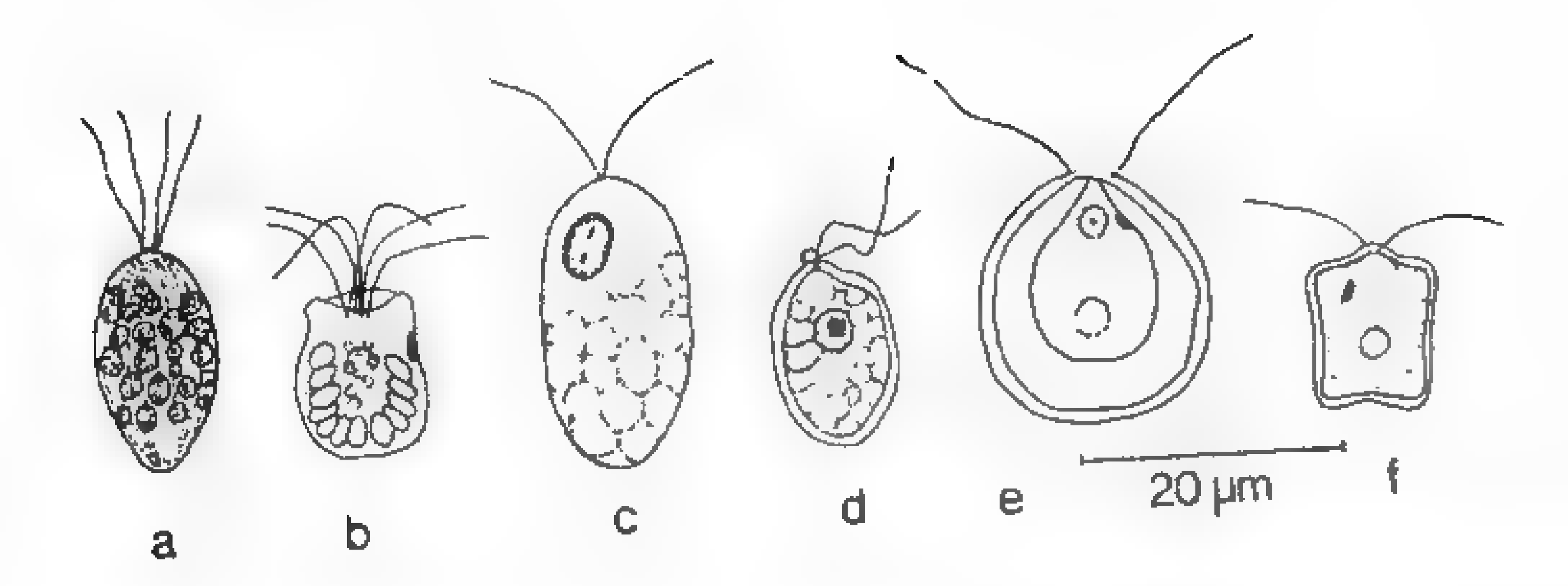


FIG. 12. **Fitomonadinos.** Aumento 750×. a-b **Poliblefarídidos,** sin membrana celulósica: **a** *Polytomella citri,* 4 flagelos, contrariamente a la mayoría de las politomelas tiene cromatóforos, en agua dulce. **b** *Pocillomonas flos aquae,* 6 flagelos, con cromatóforos discoidales, en charcas y en agua limpia, *c-f* **Clamidomonádidos,** con membrana celulósica: **c** *Polytoma uvella,* 2 flagelos, sin cromatóforos pero con formación de almidón, con o sin estigma, en agua cenagosa pútrida. **d** *Parapolytoma satura,* 2 flagelos, sin cromatóforo, no hay formación de almidón ni estigna. Estremo anterior achaflanado, en agua dulce. **e** *Dysmorphococcus variabilis,* 2 flagelos, cromatóforo ciatiforme, con membrana celulósica permanente, a menudo pardusca, en agua dulce. **f** *Diplostauron pentagonium,* membrana angulosa, con cromatóforo y estigma, 2 flagelos, en agua dulce.

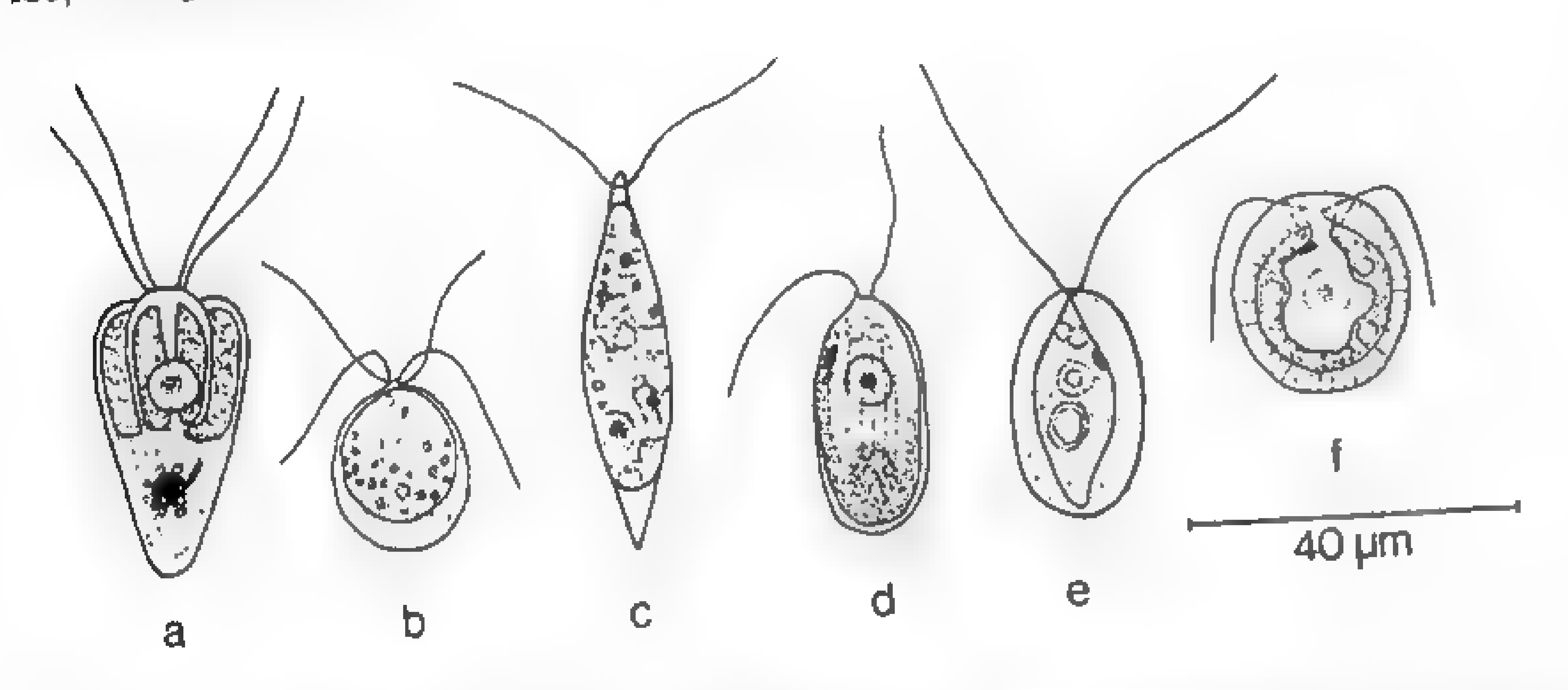


FIG. 13. **Fitomonadinos.** Aumento 500×. a-b **Poliblefarídidos: a** *Pyramidomonas tetrarhynchus,* 4 flagelos, cuadrangulares, con cromatóforos, con o sin estigma, en agua dulce. **b** *Tetrablepharis multifiliis,* 4 flagelos, ovoide, sin cromatóforo, en agua estancada. c-e **Clamidomonádidos: c** *Chlorogonium euchlorum,* 2 flagelos, alargado, con cromatóforo verde y estigma rojo, muchas vacuolas pulsátiles, en agua estancada. **d** *Chlamydomonas steini,* oval con una delicada membrana celulósica, cromatóforo grande, con estigma, a menudo se presenta de forma masiva en charcas y aguazales. **e** *Sphaerellopsis fluviatilis,* 2 flagelos, con una masa gelatinosa entre el plasma y la membrana externa. Cromatóforo grande, con estigma, 2 vacuolas pulsátiles en el extremo anterior, especie de agua dulce. **f** *Haematococcus pluvialis,* 2 flagelos, con una zona gelatinosa entre el plasma central y la membrana celulósica externa, en esta zona hay delicadas prolongaciones citoplasmáticas. Cromatóforo por lo general verde, pero después de las lluvias cuando escasea el alimento en los aguazales y charcas es rojo.

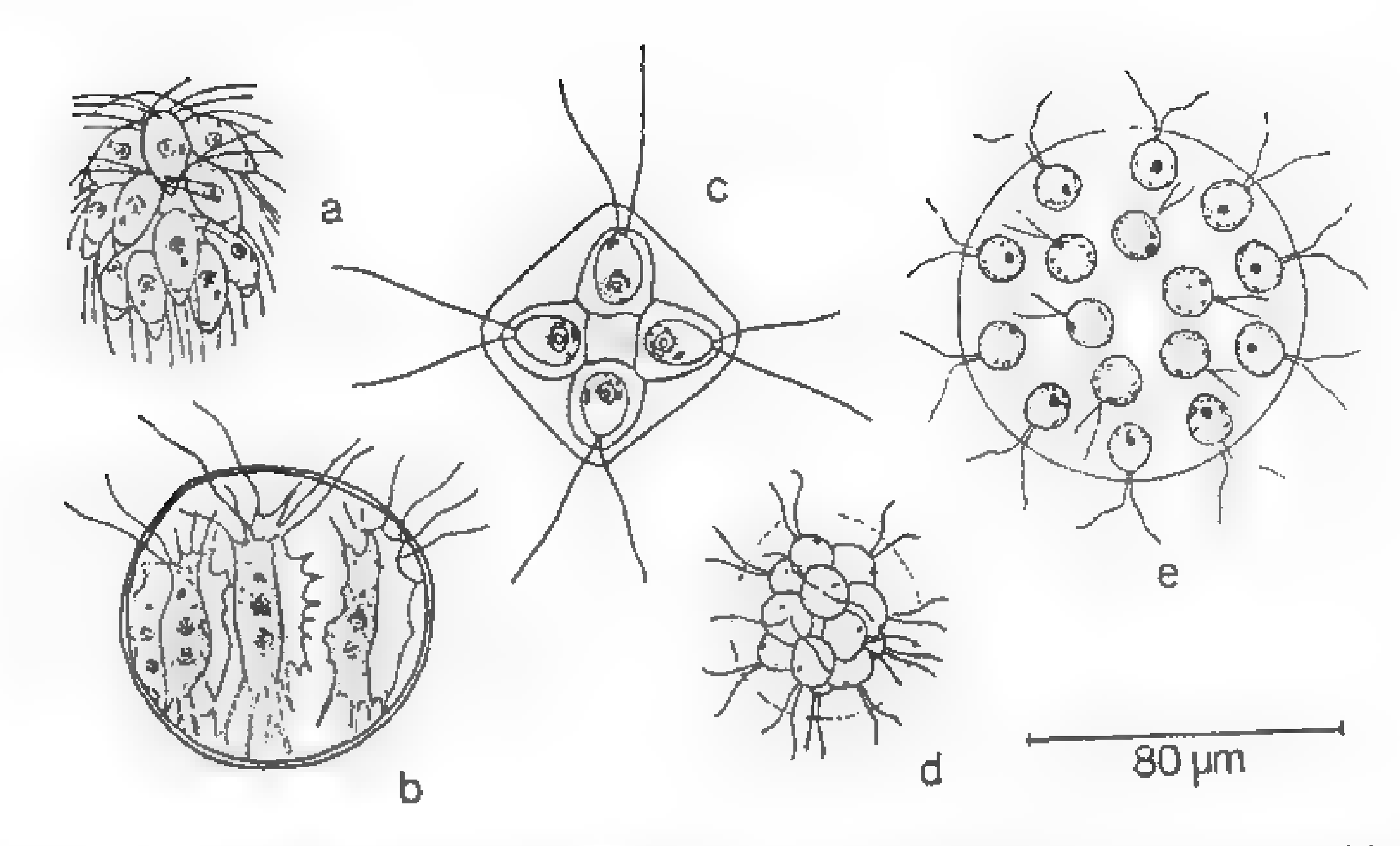


FIG. 14. **Fitomonadinos.** Aumento 250×. a-e **Volvócidos,** con formación de colonias, todos con cromatóforos verdes y estigma rojo, en agua dulce: **a** *Spondylomorum quarternarium,* colonia laxa de 15 individuos con 4 flagelos. **b** *Stephanosphaera pluvialis,* colonia de 8 individuos alargados, con 4 flagelos y prolongaciones citoplasmáticas ramificadas, dentro de una masa gelatinosa. **c** *Gonium sociale,* colonia plana en forma de tabla, con 4 células de 2 flagelos incluidas en la masa gelatinosa. **d** *Pandorina morum,* colonia esférica que por lo general tiene 16 células con 2 flagelos situadas en el centro y encerradas dentro de una envoltura gelatinosa, es una especie frecuente, **e** *Eudorina elegans,* colonia esférica a clíptica formada generalmente por 32 individuos con 2 flagelos que están situados periféricamente en la esfera gelatinosa.

Subclase 2: Zoomastigóforos (Calkins 1909)

Los zoomastigóforos son flagelados que nunca poseen cromatóforos y en los que ya no es reconocible un parentesco con las especies coloreadas. Desde el punto de vista fisiológico de la alimentación son pues flagelados puramente animales.

Orden 1: Protomonadinos (Blochmann 1895), figs. 16-18

Los zoomastigóforos son flagelados que nunca poseen cromatóforos sos. Sólo dentro de las familias existen relaciones más estrechas entre sus miembros, a excepción de los **Eumonádidos,** que comprenden especies muy diferentes (p. ej., fig. 17a). Los **Cercomonádidos** son flagelados con uno o varios flagelos y de movimientos ameboides. Si hay varios flagelos, uno de ellos actúa como gubernáculo. Mediante la pérdida de los flagelos pueden convertirse en completamente ameboides. Los cercomonádidos viven en ciénagas y líquidos pútridos, y en parte viven como parásitos en los intestinos (figura 18a-b). Los **Craspedomonádidos,** también llamados coanoflagelados, son flagelados de agua dulce con un solo flagelo y que en su extremo anterior poseen una estructura plasmática en forma de

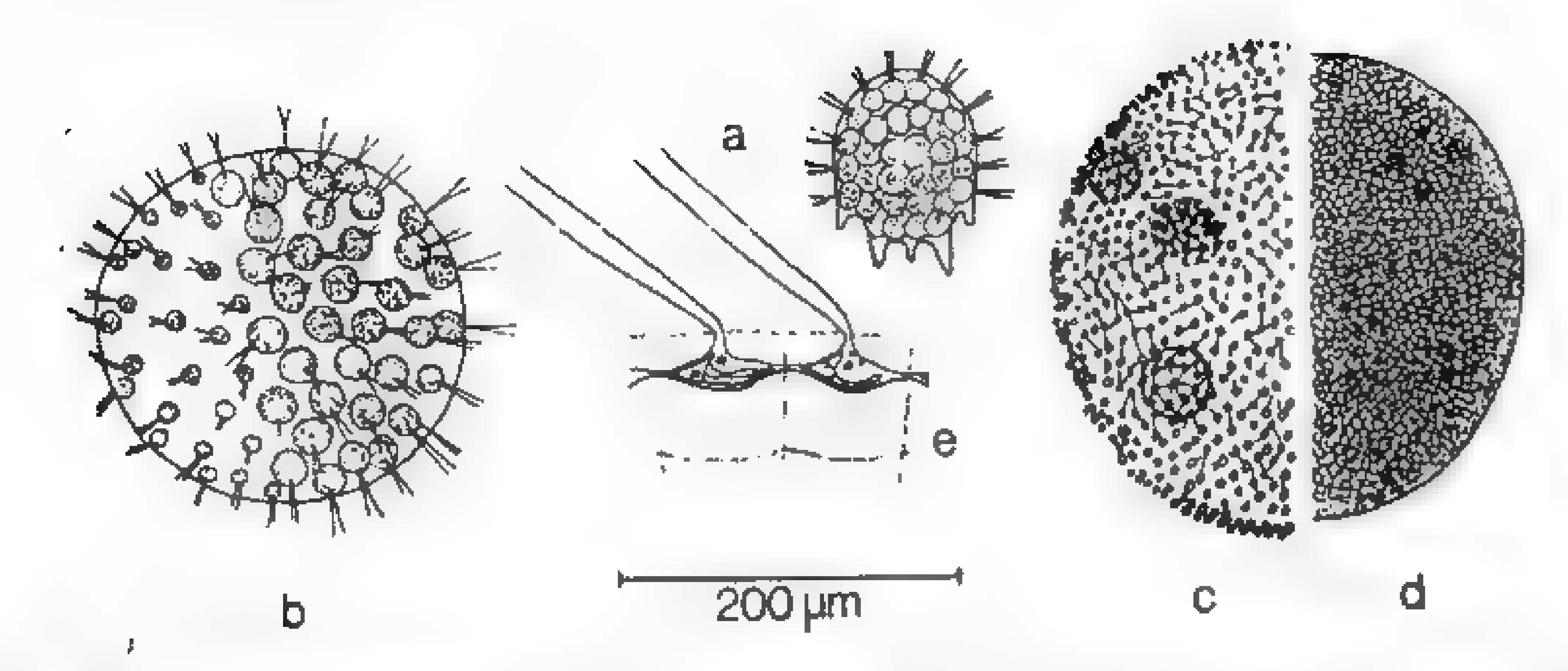


FIG. 15. **Fitomonadinos.** Aumento 75×. a-e **Volvócidos:** a *Platydorina caudata*, 32 individuos forman una colonia plana, redondeada por delante y por detrás con varias prolongaciones citoplasmáticas puntiagudas. b *Pleodorina californica*, 128 células dentro de una esfera gelatinosa; a la izquierda, en la figura, 64 células somáticas que han perdido la capacidad de división, y a la derecha 64 células generativas; de cada una de estas últimas, mediante divisiones, puede originarse una colonia hija. c *Volvox aureus*, mitad de una colonia esférica con numerosas formas individuales situadas periféricamente y cuya envoltura gelatinosa es hexagonal y los delimita unos de otros. Las células son principalmente somáticas, sólo unos pocos son individuos generativos que están capacitados para la formación de colonias hijas. d *Volvox globator*, como *V. aureus* pero las células individuales son todavía mucho más numerosas (hasta 20 000), también son principalmente células somáticas. e 2 células somáticas de *V. globator*, muy aumentadas, con 2 flagelos, cromatóforo y estigma. Las células individuales están conectadas entre sí por prolongaciones citoplasmáticas.

collar. Del centro de la garganta en forma de embudo sale el flagelo. Los flagelados pueden estar encerrados dentro de una envoltura externa que forma un caparazón rígido, y si estas envolturas forman un pedículo pueden originarse colonias ramificadas (figura 16a-c). Los **Bicoécidos** tienen 2 flagelos; el gubernáculo sirve para fijar el animal al caparazón (fig. 16d). Los **Tripanosomátidos** son flagelados parásitos con un solo flagelo; cerca de la base del flagelo poseen un cinetoplasto que se tiñe intensamente y que es un orgánulo autónomo que sólo se forma por partición de sí mismo. Los tripanosomátidos tienden a un cambio de forma (polimorfismo). En la forma promastigota el cinetoplasto está en la parte anterior del cuerpo (fig. 17b), en la forma epimastigota está junto al núcleo (fig. 17c), y en la forma tripomastigota está en el extremo posterior (figs. 17d, 18c). El estadio amastigota (fig. 18d) carece de flagelos; sólo el núcleo y el cinetoplasto permanecen en un cuerpo celular pequeño y oval. En las formas epimastigota y tripomastigota, el flagelo, antes de que quede libre en la parte anterior, está unido al cuerpo celular y forma con él una membrana ondulante. Los **Bodónidos** son flagelados con un flagelo principal y un flagelo de arrastre. Cerca de la base de los flagelos poseen un cinetoplasto redondo o alargado. El gubernáculo puede formar una membrana

ondulante en las especies parásitas (figs. 17e-g, 18e). Los **Retortamonádidos** son flagelados parásitos con una estructura citostomática situada lateralmente en la parte anterior, por la cual corre un gubernáculo. Además, hay 1 ó 3 flagelos libres dirigidos hacia adelante (figs. 17h, 18f). Los **Tetramítidos** son flagelados cuya división mitótica del núcleo se caracteriza por un comportamiento especial del nucléolo. Los tetramítidos tienden a pasar a un estado ameboide. Algunos se han convertido en verdaderas amebas cuyo parentesco con los tetramítidos sólo se manifiesta por la mitosis especial, en la que también se divide el nucléolo. Los tetramítidos son habitantes de medios pútridos (figs. 16e-g, 17i-l). Los **Distomátidos** son flagelados de vida libre y parásitos, que pueden designarse como individuos dobles. Todos los orgánulos están duplicados, de forma que los distomátidos poseen dos núcleos, dos grupos de flagelos y, como especies de vida libre, también dos estructuras bucales; las formas parásitas, en cambio, carecen de citostoma y no toman alimento sólido. Suelen poseer 8 flagelos, pero a veces sólo 6 (figura 18g-h).

Orden 2: Polimastiginos (Blochmann 1895), figs. 19-21.

Los polimastiginos son flagelados parásitos que poseen varios flagelos y que se caracterizan por la posesión de un cuerpo parabasal

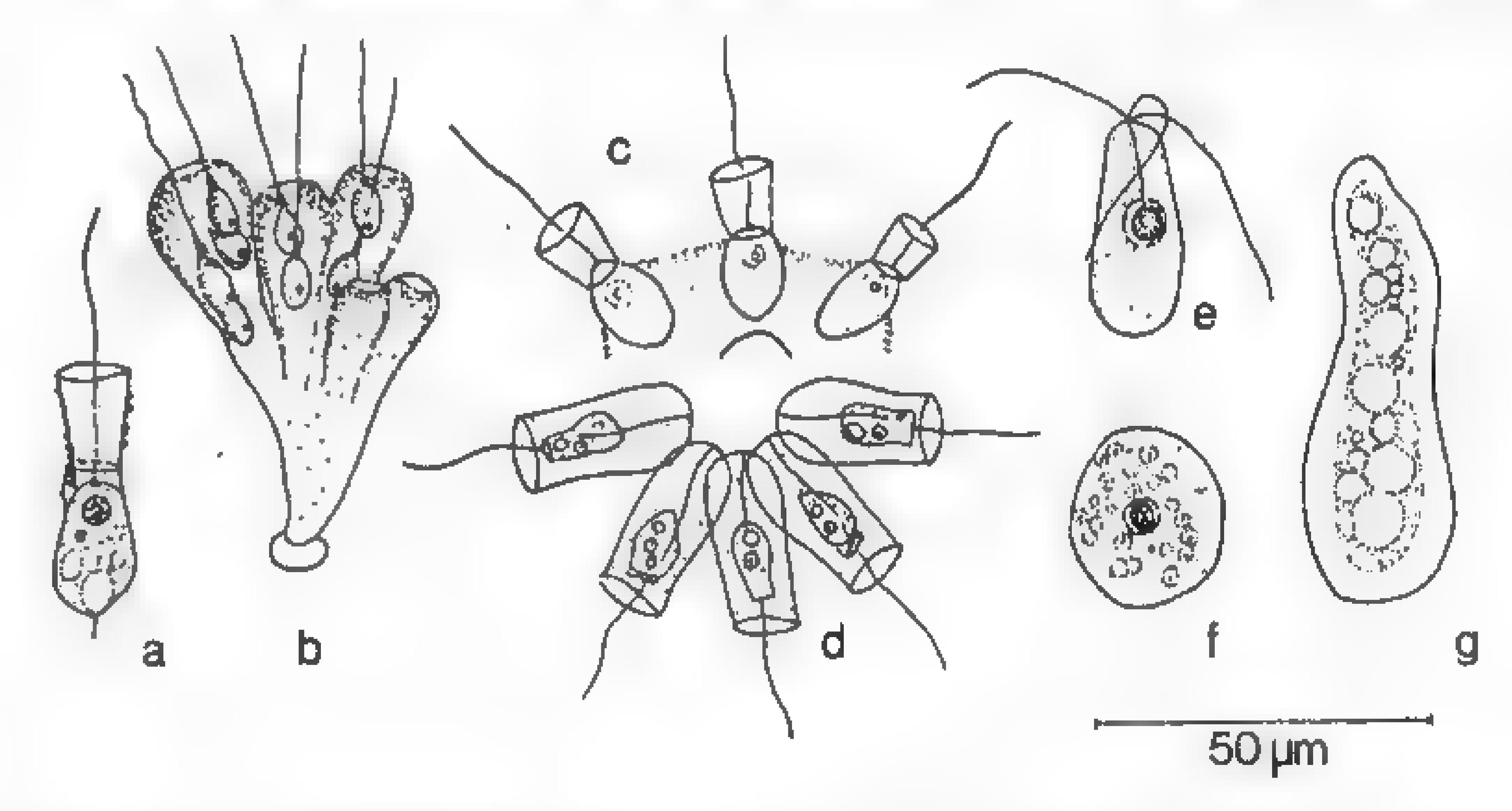


FIG. 16. **Protomonadinos.** Aumento 400×. a-c **Craspedomonádidos** (coanoflagelados), 1 flagelo con collar, en agua dulce: a *Codonosiga botrytis*, solitario, fijo sobre plantas u organismos planctónicos. En el borde del collar se ven partículas de alimento. b *Phalansterium digitatum*, flagelados individuales con una estructura en forma de collar estrecho, dentro de tubos gelatinosos ramificados. c *Protospongia haeckeli*, parte de una colonia nadadora unida por una masa gelatinosa. d **Bicoécidos**, 2 flagelos, con collar: d *Bicoeca socialis*, parte de una colonia nadadora, flagelados con el gubernáculo anclado en el caparazón, en agua dulce. e-g **Tetramítidos** (con división del nucléolo en la mitosis): e-f *Trimastigamoeba philippinensis*, e estadio flagelado, f estadio ameboide, sin flagelos, en medios pútridos (heces humanas). g. *Vahlkampfia ranarum*, preparación fresca, no hay estadio flagelado. Parásito en el recto de las ranas.

Fig. 17 **Protomonadinos.** Aumento 800×. a **Eumonádidos,** familia muy heterogénea: a *Costia necatrix,* con 2 flagelos que surgen de una profunda hendidura mediante la cual el flagelado puede adherirse a la piel y a las branquias de los peces. Es especialmente patógeno para los peces jóvenes, en agua dulce. b-d **Tripanosomátidos,** con núcleo y cinetoplasto, parásitos: **b** *Leptomonas ctenocephali,* cinetoplasto en la parte anterior = promastigota. En el intestino de la pulga del perro, en el recto pasa también por estadios amastigotas (véase fig. 18 d). **c** *Crithidia hyalommae,* cinetoplasto cerca del núcleo = epimastigota. Con membrana ondulante, parásito en la cavidad del cuerpo de la garrapata *Hyalomma aegyptium,* tiene también un estadio amastigota. **d** *Trypanosoma theileri.* Cinetoplasto en la parte posterior = tripomastigota. Con membrana ondulante. Parásito de la sangre del ganado vacuno, normalmente no patógeno. e-g **Bodónidos,** traclelo y gubernáculo, y cinetoplasto junto a la base del flagelo: **e** *Bodo saltans,* cinetoplasto engrosado, en medios pútridos, coprozoico. **f** *Trypanoplasma cyprini,* cinetoplasto alargado, con membrana ondulante, parásito de la sangre en los peces de agua dulce, especialmente los ciprínidos. Transmisión a través de la sanguijuela (cambio de huésped). **g** *Cryptobia congeri,* cinetoplasto alargado, gubernáculo sin membrana ondulante, parásito en el intestino del congrio *Conger niger.* h **Retortamonádidos,** con un gubernáculo en el citostoma: **h** *Chilomastix caulleryi,* con 3 flagelos libres, parásito en el intestino de los anfibios, por ejemplo en las ranas y sapos. i-l **Tetramítidos,** con mitosis especial: **i** *Tetramitus rostratus,* 4 flagelos, con prolongaciones intracelulares hasta el núcleo = rizoplasto. Estructura citostómica profunda, en forma de embudo, puede pasar al estado ameboide. En medios pútridos. k-l *Naegleria gruberi,* **k** estadio flagelado, **l** estadio ameboide, se diferencia de *Vahlkampfia* (fig. 16 g) por la capacidad de formar flagelos.

(que se ve mediante fijación con osmio), así como por un tipo especial de división nuclear en la que el huso se origina entre los centrosomas, fuera del núcleo (fig. 146g). Sólo los pirsonínfidos carecen de huso extranuclear y de cuerpo parabasal. Los polimastiginos son parásitos intestinales de los artrópodos y los vertebrados, y están muy extendidos. En los termes y en las cucarachas se encuentran especies parásitas cuya organización celular alcanza el más alto grado de diferenciación celular que pueda encontrarse en las células animales (fig. 21). Los **Tricomonádidos** tienen de 4 a 6 flagelos, de los cuales uno es el gubernáculo y, como en los tripanosomas, puede formar una membrana ondulante. En esta zona el cuerpo es

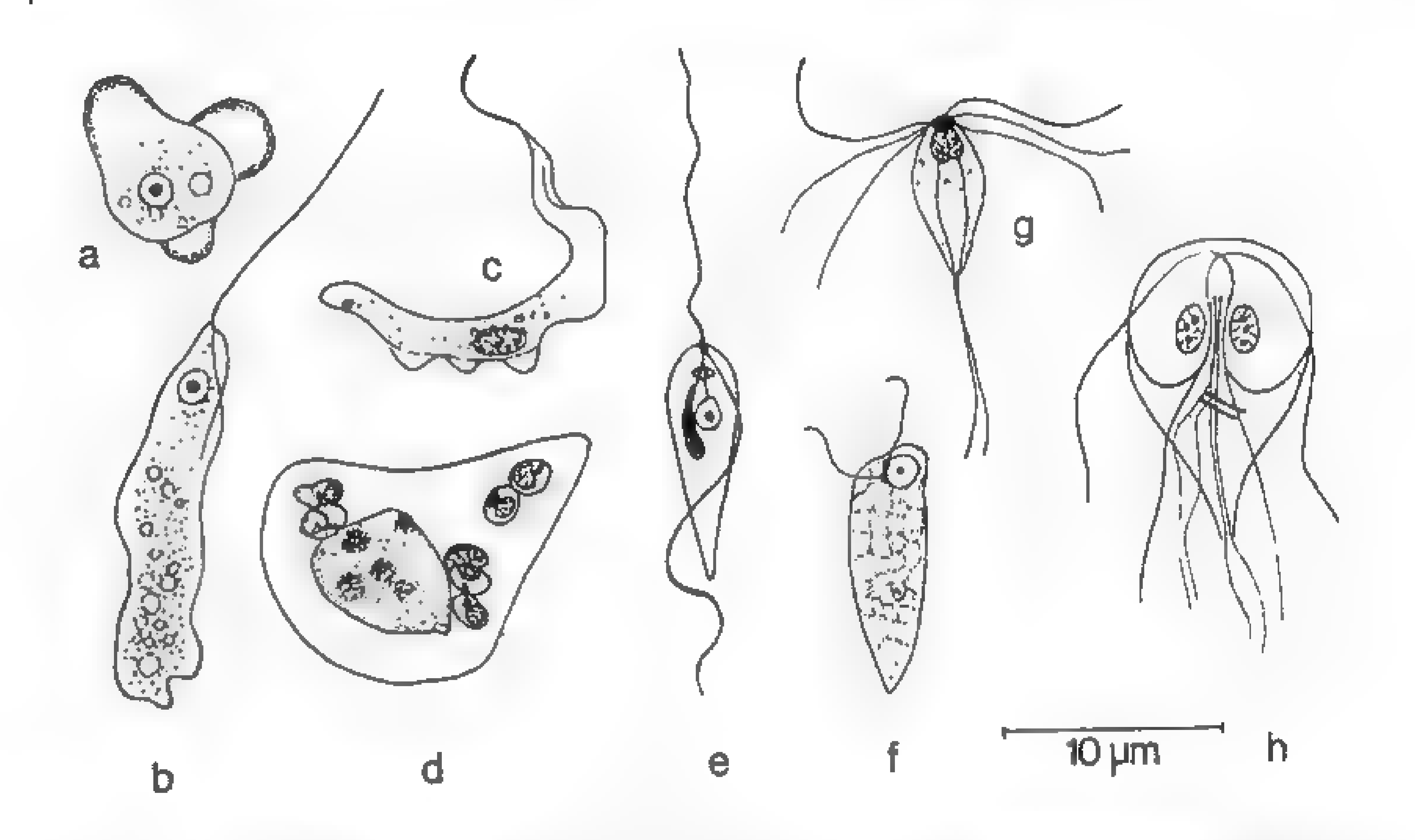


Fig. 18. **Protomonadinos.** Aumento 1500×. a-b **Cercomonádidos,** flagelados ameboides: a-b *Cercomonas bistadialis,* **a** como ameba, **b** como flagelado ameboide con tractelo y gubernáculo, en aguas corrompidas. c-d **Tripanosomátidos:** **c** *Trypanosoma gambiense.* Cinetoplasto detrás = tripomastigota. Parásito de la sangre, causante de la enfermedad africana del sueño, transmitido por la mosca tsetsé *(Glossina palpalis).* Cambio de huésped. **d** *Leishmania donovani,* 7 parásitos en un leucocito, sin flagelos = amastigota, sólo con núcleo y cinetoplasto en el cuerpo oval. Agente productor de la enfermedad kala-azar en el hombre, transmitido por varias especies del género *Phlebotomus.* Una vez en el intestino humano se origina el estadio flagelado o promastigota. e **Bodónidos:** **e** *Proteromonas lacertae* en forma de lanceta o de pera, posee tractelo y gubernáculo, es un parásito común en el intestino de los lagartos. f **Retortamonádidos:** **f** *Retortamonas intestinalis,* con gubernáculo en el citostoma y un tractelo, parásito en el intestino grueso humano. g-h **Distomátidos** = individuos dobles: **g** *Octomitus muris,* con 4 pares de flagelos que surgen de los cuerpos basales, 2 de ellos son gubernáculos, hay 2 núcleos. Parásito común en el intestino delgado de ratas y ratones. **h** *Lamblia intestinalis,* 2 núcleos, con 4 pares de flagelos. Una fibrilla anular rodea a una parte ventral vaciada, grande, parecida a un molde, que actúa como disco chupador para que el parásito pueda adherirse a la superficie del intestino delgado. Es parásito en el intestino delgado del hombre.

reforzado por una fibrilla basal (costa) que empieza en la base del flagelo. Un eje elástico y reforzado (axostilo) atraviesa el cuerpo desde el extremo anterior al posterior (figs. 19a-e, 20a-b). Los **Caloníníidos** son individuos coloniales que pueden hacerse derivar de los tricomonádidos por la multiplicación de los orgánulos celulares, incluido el núcleo (fig. 20c-d). También la estructura de los **Pirsoníníidos** corresponde al tipo fundamental de los tricomonádidos, pero en los primeros todos los flagelos son iguales. Además, en la división nuclear el huso central de los centrosomas se forma dentro del núcleo y no fuera de él y falta el cuerpo parabasal que, en general, se halla en el origen de los flagelos. Las especies son mononucleares o, por multiplicación de los orgánulos, plurinucleares (figura 20e). En los **Hipermastígidos** si bien los flagelos y el axostilo se multiplican, todos los hipermastiginos continúan siendo uninucleados (figs. 20f, 21). En las formas más desarrolladas aparece una diferenciación celular a modo de cabeza que es un opérculo lleno de líquido, el cual, junto con un tubo rostral, cubre el rostro del flagelado. El rostro lleva los flagelos y el opérculo es movible (figura 21).

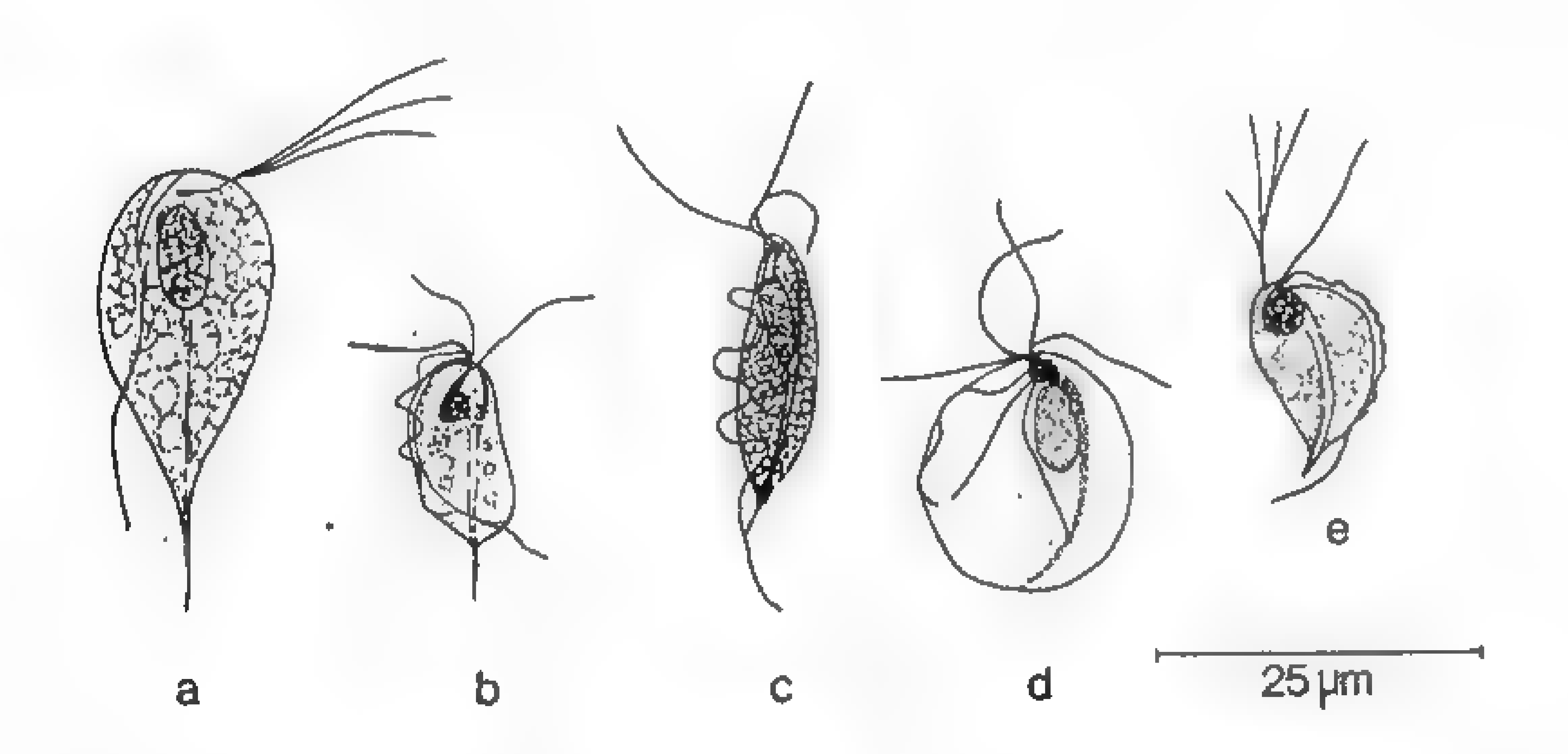


FIG. 19. **Polimastiginos.** Aumento 800×. a-e **Tricomonádidos,** con axostilo y 3-5 tractelos, así como 1 gubernáculo: **a** *Monocercomonas colubrorum,* con 1 gubernáculo largo y 3 tractelos, un aparato parabasal alargado y un axostilo. Parásito común en el intestino de las serpientes y lagartos. **b** *Tritrichomonas caviae,* 3 tractelos libres, el gubernáculo forma una membrana ondulante, en el corpúsculo basal de los flagelos hay un aparato parabasal bacilar, un axostilo. Parásito en el intestino de los conejillos de Indias. **c** *Tritrichomonas foetus* con 3 tractelos y un gubernáculo con membrana ondulante, un axostilo. Parásito genital del ganado vacuno con infección del feto, provoca inflamaciones y el aborto. Se transmite en el coito. **d** *Trichomonas vaginalis,* con 4 flagelos libres y una corta membrana ondulante. Parásito urogenital del hombre, puede provocar inflamaciones de la vagina y flujo: enfermedad venérea. **e** *Pentatrichomonas ardin delteili,* con 5 tractelos y membrana ondulante más larga. Parásito en el intestino grueso del hombre, apatógeno.

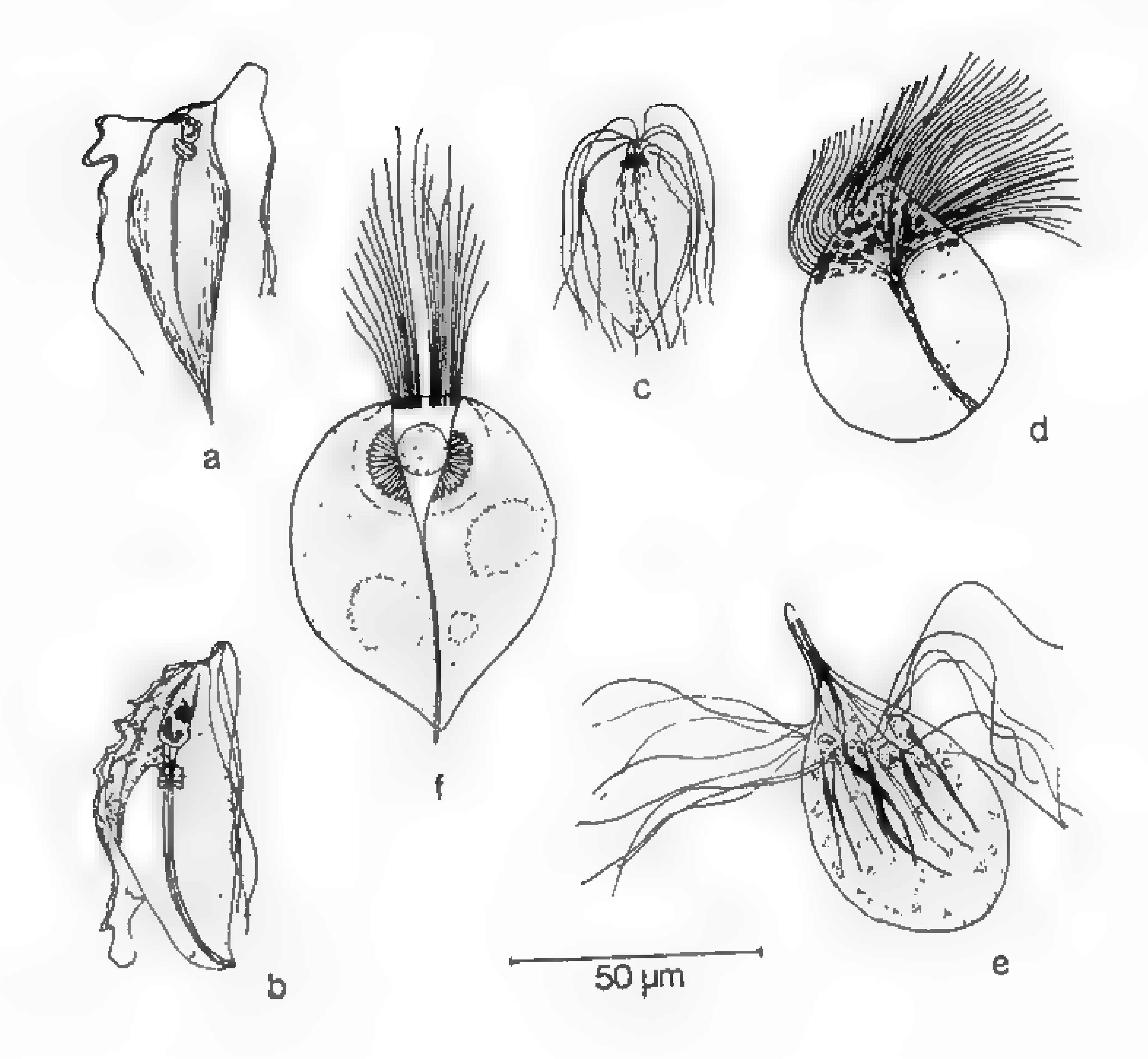


FIG. 20. **Polimastiginos.** Aumento 400×. a-b **Tricomonádidos: a** *Devescovina striata,* como *Tritrichomonas* con 3 tractelos y un gubernáculo que es cintiforme y no forma una membrana ondulante. La fibrilla basal se convierte en una crista plana, triangular (en el extremo anterior a la izquierda, junto al núcleo). En la parte anterior el axostilo está rodeado en espiral por el cuerpo parabasal. Parásito intestinal de los termes. **b** *Macrotrichomonas pulchra,* como *Devescovina* pero la crista está más desarrollada. Muy difundido entre los termes del género *Glyptotermes.* c-d **Caloníníidos,** con multiplicación de los orgánulos: **c** *Coronympha octonaria,* individuo colonial formado por octuplicación de *Devescovina,* el cuerpo parabasal bacilar fijado en la corona que forman los 8 núcleos en la parte anterior. Parásito intestinal de los termes del género *Calotermes.* **d** *Calonympha grassii,* subsiguiente multiplicación de los núcleos, de los tractelos con sus corpúsculos basales y del cuerpo parabasal, pero sin gubernáculo ni crista. Los axostilos forman un haz. Parásito intestinal de *Cryptotermes grassii.* e **Pirsoníníidos,** sin cuerpo parabasal, con huso central intranuclear: **e** *Microrhopalodina multinucleata* individuo colonial con un número diverso de núcleos y un número correspondiente de axostilos que forman en el extremo anterior una especie de hocico mediante el cual el parásito se puede adherir al intestino de su huésped. Como en *Calonympha* todos los flagelos son iguales, cada axostilo tiene 4 flagelos. Parásito de *Cryptotermes dudleyi.* f **Hipermastígidos** uninucleados, con muchos flagelos y axostilos: **f** *Lophomonas blattarum* como *Calonympha* con flagelos todos iguales cuyos corpúsculos basales están ordenados en círculo. Los axostilos están unidos formando un haz que en la parte anterior se abre y rodea al núcleo y a los cuerpos parabasales que, conjuntamente, constituyen el aparato parabasal. Parásito intestinal de la cucaracha *Blatta orientalis.*

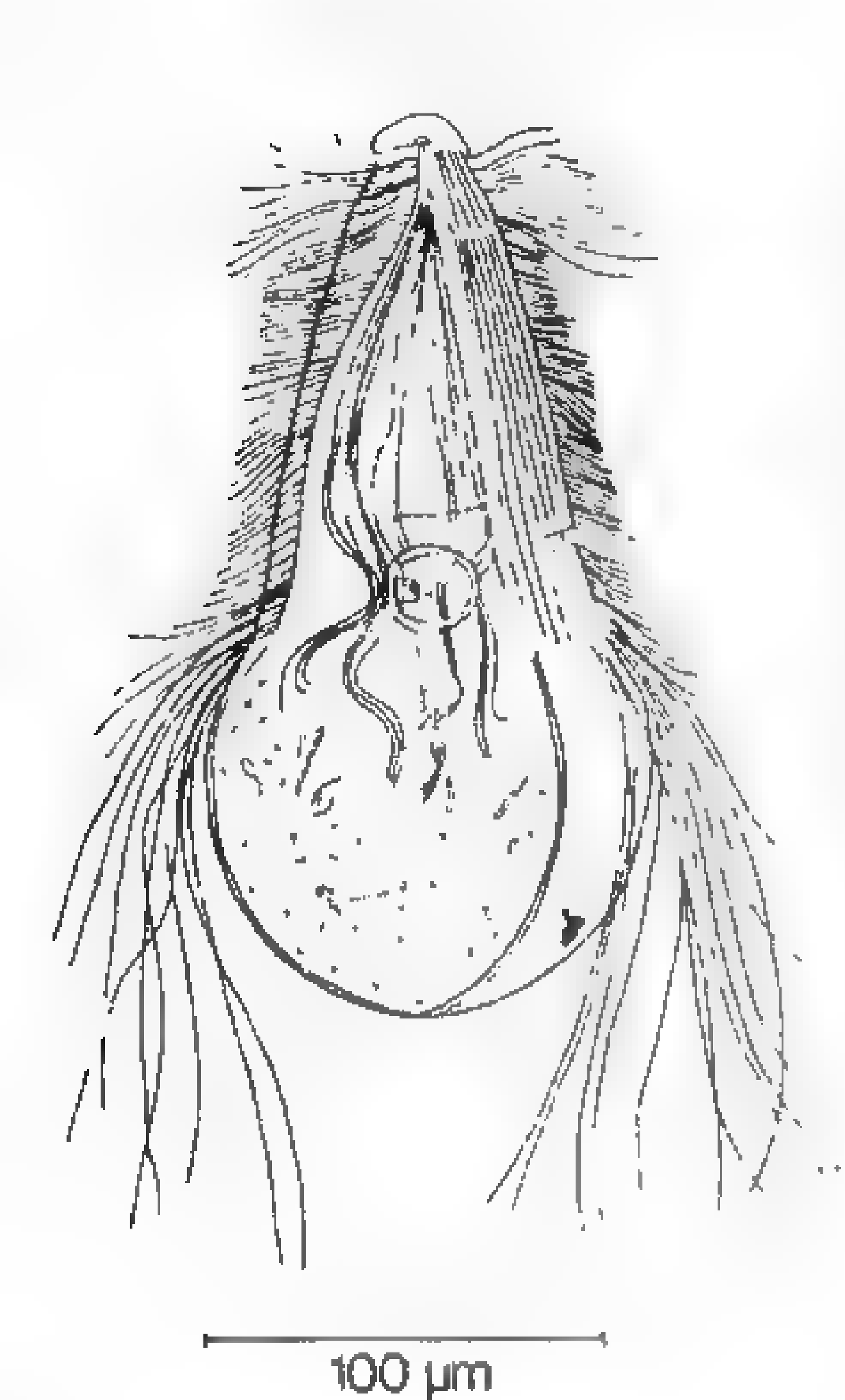


FIG. 21. **Polimastiginos** Aumento 200×. **Hipermastigidos:** *Trichonympha collaris*, con numerosos flagelos de diferente longitud, sólo un núcleo, los cuerpos parabasales se observan claramente como estructura filoforme alrededor del núcleo. Cuerpo dividido en zonas: en el extremo anterior el opérculo, al que sigue el rostro alargado que se delimita del resto del cuerpo mediante una constricción circular. No hay axostilo. En la zona de los flagelos el ectoplasma está bifurcado longitudinalmente y carece de lamelas. Los flagelos surgen en el fondo de las estrías longitudinales así formadas, de los corpúsculos basales dispuestos en hileras longitudinales. Parásito intestinal del terme *Termopsis angusticollis*.

Biología de los flagelados

PASCHER colocó los flagelados autótrofos en el inicio del sistema de los protozoos, puesto que su existencia no depende de otras sustancias orgánicas. Pero después que MILLER demostró experimentalmente, en el año 1953, que en condiciones idénticas a las que existían en la Tierra hace unos tres mil millones de años podían originarse también abióticamente los aminoácidos importantes para los organismos heterótrofos, el argumento de PASCHER ha perdido fuerza convincente. No obstante, para la protozoología parece útil colocar los flagelados coloreados en el inicio del sistema, ya que de estos protistos puede hacerse derivar la evolución animal y vegetal. Muchos de estos flagelados se presentan como fase vegetativa no sólo en forma de flagelados con flagelos, sino también como **tadio de palmela,** sin flagelos, y que en general está incluido en una masa gelatinosa. Contrariamente a los quistes, las palmelas amastigotas poseen un metabolismo completo y la capacidad de multiplicarse (fig. 22a-d). Los estadios de palmela de los flagelados coloreados se comportan como los estadios amastigotas de los tripanosomáticos carentes de cromatóforos (figs. 18d, 23b). La palmela puede considerarse como punto de partida de las diferentes algas. Pero también otros grupos de protozoos pueden derivarse de los fitoflagelados. En repetidas ocasiones se observaron transiciones a las amebas (figs. 2b, c; 4e; 16f, g; 17l; 18a). Los heliozoos, que también pertenecen a los rizópodos, pueden derivarse de los criso-

monadinos. Los dinoflagelados presentan en los géneros *Gymnaster* y *Gyrodinium* la formación de esqueletos silíceos y cápsulas centrales, que son las características de los radiolarios. Los esporozoos y los foraminíferos recuerdan a los dinoflagelados por su biología, con multiplicación asexual y sexual. Y los opalinos, ciliados y holotricos, actualmente se suelen relacionar con los polimastiginos. Por todo ello existen buenas razones para colocar a los flagelados en el principio de nuestras consideraciones.

Hemos dicho ya anteriormente que debido a la fragilidad del cuerpo de los protozoos se carece de hallazgos paleontológicos para la filogenia de los protozoos. La imagen actual deja ver a menudo semejanzas entre los grupos sin que se pueda reconocer la evolución cronológica. Así, la ordenación sistemática de los protozoos es siempre hipotética. La distinción recomendada por CALKINS entre los fitomastigóforos y los zoomastigóforos tampoco significa una separación neta. Especies sin cromatóforos se clasifican una y otra vez junto con los fitomastigóforos mixótrofos cuando otras caracte-

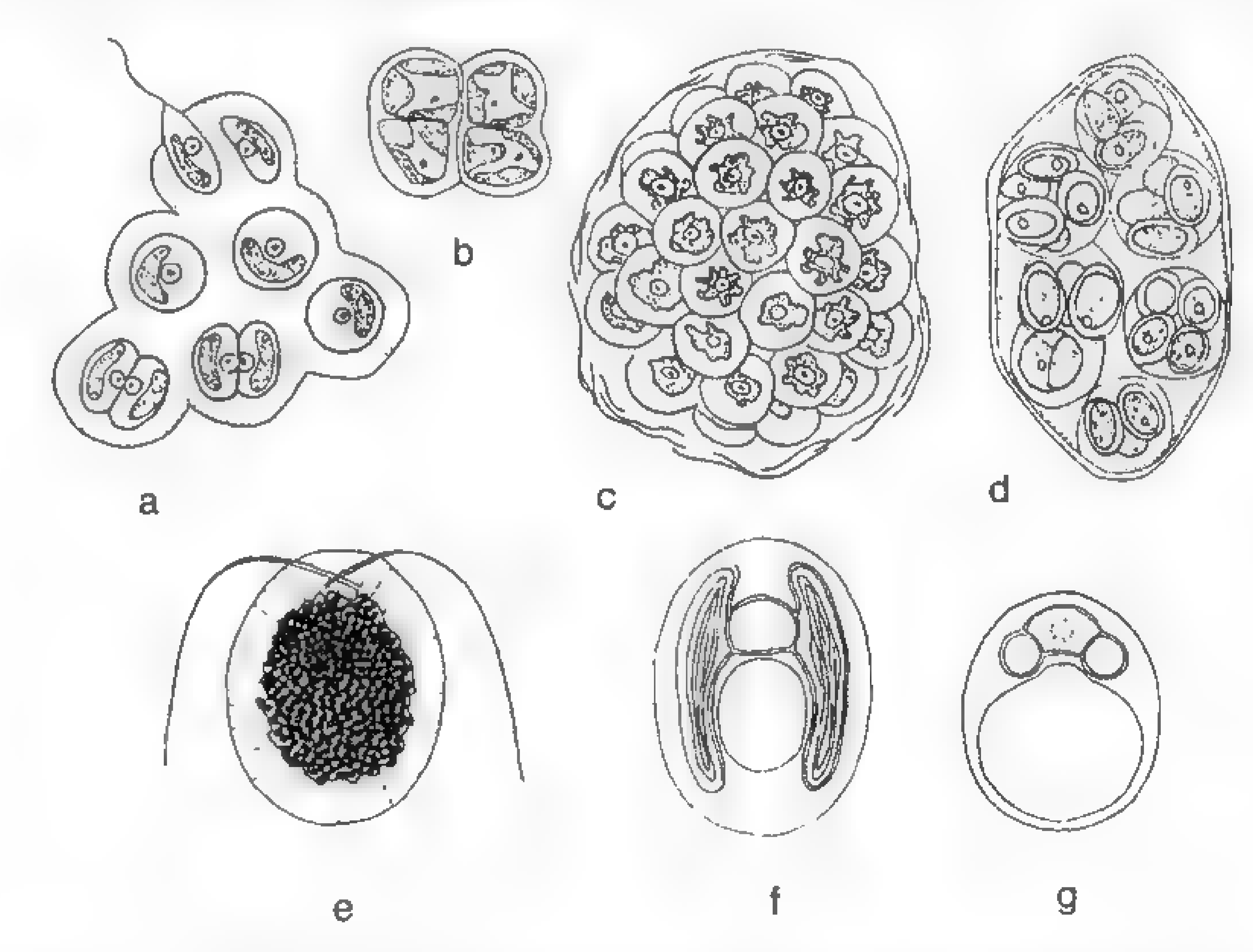


FIG. 22. **a-d Estadios de palmela: a** *Chromulina* (crisomonadinos) (véase figura 2 a, b en parte con estadios de división); arriba a la izquierda un desarrollo retrógrado a la forma flagelada. **b** *Euglena gracilis* (euglenoidinos) véase figura 9 b. **c** *Haematococcus pluvialis* (fitomonadinos) véase fig. 13 f. **d** *Chlamydomonas brauni* (fitomonadinos): véase fig. 13 d y fig. 24 d. **e-g Cambios en los cromatóforos: e** *Haematococcus pluvialis*, coloración roja debido al hematocromo (compárese con el estadio normal, verde, fig. 13 f). **f, g** *Ochromonas danica*, **f** cromatóforos alargados a ambos lados del núcleo en el flagelado coloreado, **g** proplastos reducidos a vesículas, redondos, tras cultivo en la oscuridad.

rísticas lo justifican. Especies con plastos pueden modificar su aspecto. Además de la clorofila, otros pigmentos tales como la carotina, la xantofila, la ficopirrina y el hematocromo, entre otros, determinan la coloración de los flagelados, por lo que algunas especies de protozoos presentan coloración diferente en diferentes condiciones fisiológicas. Así, por ejemplo, *Haematococcus pluvialis* (figura 13f) tiene normalmente coloración verde, pero si tras copiosas lluvias se produce una escasez de nitrógeno y de fósforo en pequeñas acumulaciones de agua, así como también en cultivos viejos, entonces domina el hematocromo rojo (fig. 22e), siendo esto la causa del fenómeno llamado lluvia de sangre. *Euglena sanguinea* tiñe de rojo algunos lagos alpinos en la época de las lluvias. *Euglena gracilis* (fig. 9b) se vuelve de color naranja cuando el nitrógeno escasea. La coloración roja de *Chlamydomonas nivalis* puede convertir los campos nevados de la montaña en «nieve roja». Algunos flagelados, en especial los euglenoideos como *Euglena gracilis*, se vuelven incoloros si se les mantiene en la oscuridad en soluciones con suficiente materia orgánica. Sus cromatóforos se convierten en leucoplastos. Tales euglenoideos semejan entonces el género *Astasia* (figura 9d-f), que es siempre incoloro. Investigaciones minuciosas indican, y lo demuestra el crisomonadino *Ochromonas danica* (figura 22f, g), que los plastos que se encuentran aquí en el núcleo no sólo pierden su pigmento, sino que además morfológicamente quedan reducidos a pequeños proplastos redondeados. Si se traslada los ejemplares a condiciones de vida normales, pueden desarrollarse de nuevo plastos pigmentados con el tamaño original.

Multiplicación y sexualidad de los flagelados

La multiplicación normal de los flagelados se lleva a cabo mediante la **bipartición,** que en los estadios flagelados se realiza longitudinalmente (fig. 23a). La división del núcleo precede a la división del plasma. El flagelo no se divide. Tras la nueva construcción de un corpúsculo basal, uno de los dos organismos hijos forma un nuevo flagelo. En las especies con varios flagelos éstos pueden ser repartidos entre las dos células hijas, en las cuales se inicia seguidamente la formación de los flagelos que les faltan (fig. 23c, d). Si se trata de especies que no sólo poseen varios flagelos, sino también varios núcleos, la bipartición puede ser una **plasmotomía** en la que en primer lugar se distribuyen los núcleos y flagelos existentes a las dos células hijas y luego son completados (fig. 23e). En algunas especies se puede también producir una multiplicación del núcleo y de los flagelos mediante repetidos procesos de división antes de que se inicie la distribución del citoplasma. Este tipo de multiplicación se denomina **división múltiple** o **esquizogonia** (fig. 23g). También en la fase amastigota puede ocurrir una bipartición (figuras 22a, 23b) o una división múltiple (fig. 23h). En las especies que poseen una envoltura rígida constituida por placas delimitadas, el límite de ellas determina la dirección de la división de la bipartición (figs. 23i, 25l). A causa del movimiento de separación de las dos células hijas, que va ligado a un movimiento rotatorio, en la bipartición de algunos flagelados puede también originarse secundariamente una división transversal (fig. 23f). Cuando el plasma está embebido en una masa gelatinosa, como es el caso del dinoflagelado *Noctiluca miliaris* (fig. 23k), queda borrada la imagen de una división longitudinal. Algunos flagelados, al perder los flagelos forman quistes reproductores dentro de los cuales tienen lugar

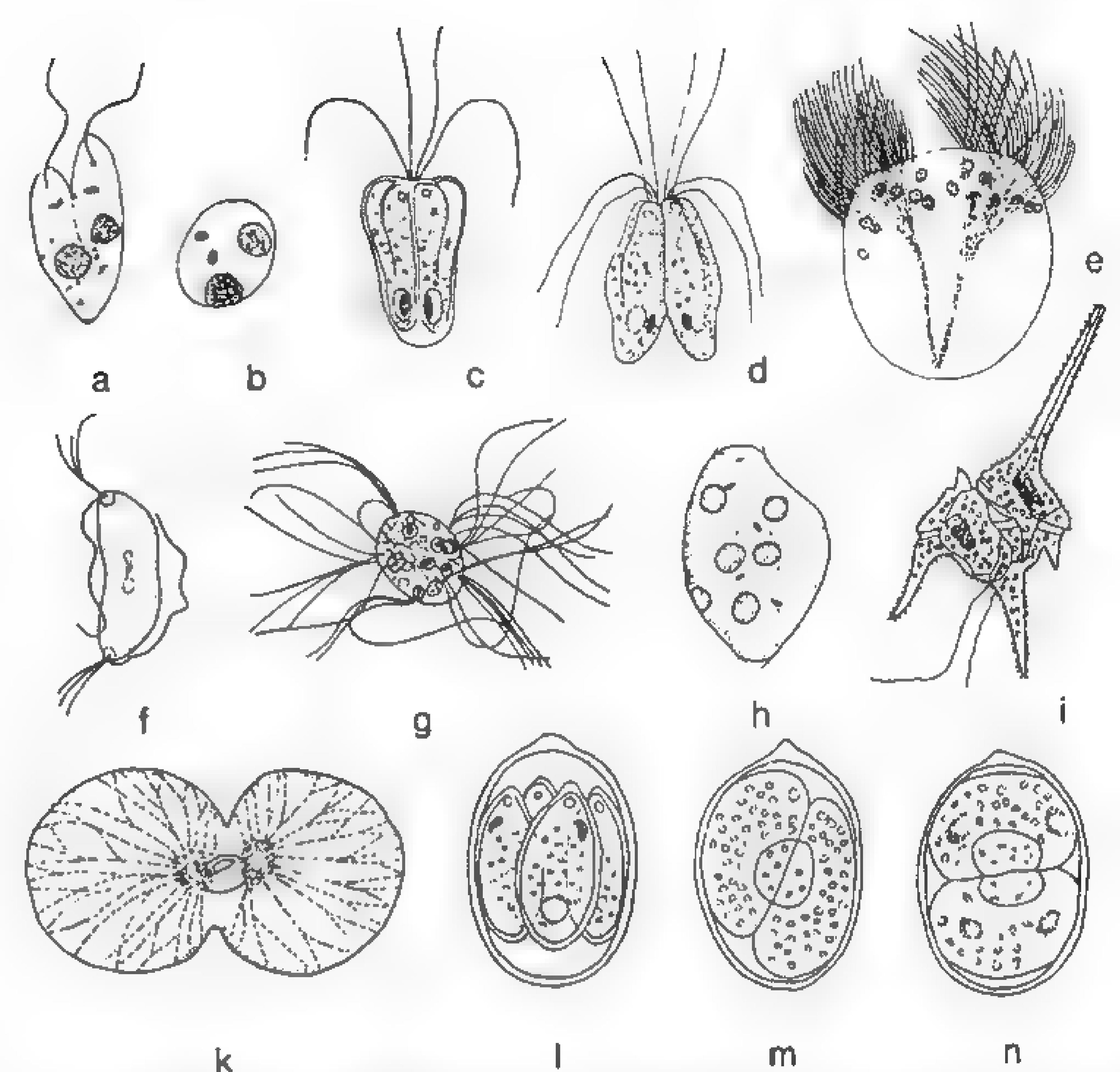


FIG. 23. Procesos de división en los flagelados: a, b Bipartición de *Leptomonas ctenocephali* (véase fig. 17 b), **a** forma promastigota, **b** forma amastigota. **c, d** Bipartición de *Pyramidomonas tetrarhynchus* (véase fig. 13 a). **e** Bipartición (plasmotomía) de *Calonympha grassii* (véase fig. 20 d). **f, g** División de *Monocercomonas colubrorum* (véase fig. 19 a) tras la fusión del axostilo. **f** Bipartición, **g** división múltiple (esquizogonia). **h** *Crithidia hyalommae* (véase fig. 17 c) división múltiple de la forma amastigota. **i** Bipartición de *Ceratium hirundinella* (véase fig. 6 d). **k** *Noctiluca miliaris*, bipartición. **l** Quiste reproductor de *Chlamydomonas angulosa*. **m, n** Quiste reproductor de *Chlamydomonas longistigma* (véase fig. 22 d).

los procesos de división (fig. 23l). Aquí también, debido a la limitación del espacio dentro del quiste reproductor, puede producirse secundariamente una rotación de las células hijas en formación (figura 23m, n). En el estadio de palmela estos quistes reproductores se encuentran embebidos dentro de la masa gelatinosa común (figura 22d).

En los dinoflagelados parásitos tienen lugar procesos de división especiales. En *Haplozoon clymenellae*, parásito intestinal de los poliquetos (fig. 6l-o) sólo las zoósporas juveniles tienen el aspecto de dinoflagelados. Cuando se fijan al intestino de su huésped con un estilete, pierden los flagelos y se convierten en una estructura tubu-

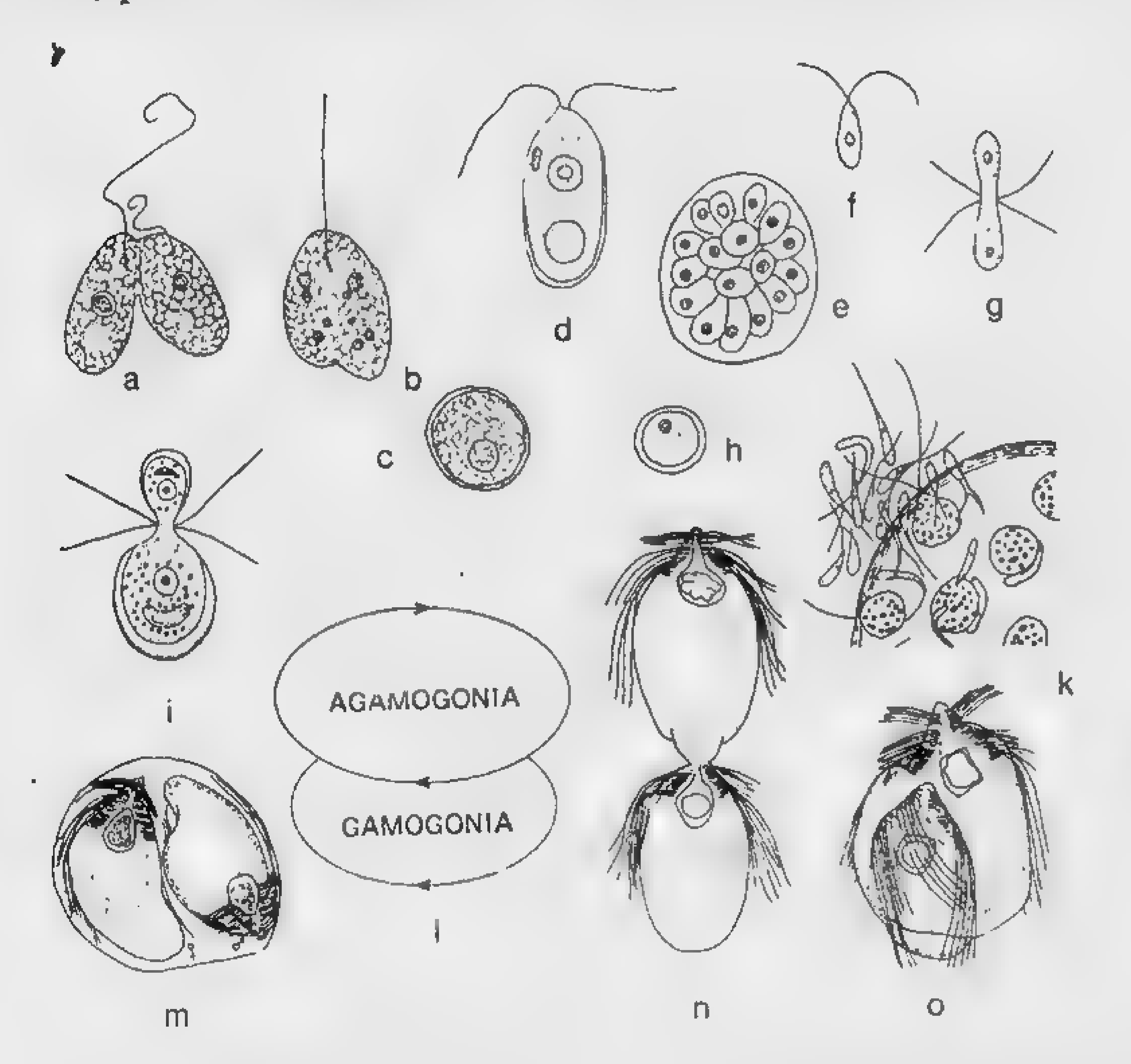


FIG. 24. **Sexualidad de los flagelados:** a-c *Scytomonas pusilla*, **a, b** copulación de dos gametos: isogamia **(hologamia)**, **c** zigoto. **d-h** *Chlamydomonas steini*, **d** forma vegetativa normal, **e** enquistamiento con formación interna de gametos, **f** gameto libre, **g** copulación de dos gametos de igual tamaño: **isogamia**, **h** zigoto. **i** *Chlamydomonas brauni*, copulación de dos gametos morfológicamente desiguales: **anisogamia. k** *Eudorina elegans*, los microgametos rodean una colonia y se realiza la copulación (vista parcial): anisogamia **(oogamia). l** Esquema: la multiplicación normal de los flagelados es siempre por agamogonia. Las especies que poseen sexualidad experimentan el ciclo de la gamogonia sólo en ocasiones, de forma adicional. **m-o** *Trichonympha* sp., **m** enquistamiento con formación de gametos, **n-o** copulación: anisogamia.

liforme, el trofocito, el cual después de numerosas **gemaciones** se convierte en pluricelular y adquiere forma vermiforme. Las células posteriores, que reciben el nombre de esporocitos, se desprenden y se convierten de nuevo en zoósporas flageladas. En el dinoflagelado *Blastodinium spinulosum*, parásito intestinal de los copépodos (figura 7c, g), la zoóspora flagelada pierde también su aspecto de flagelado y se convierte en un trofocito alargado y sin flagelos. Mediante repetidas divisiones se originan nuevos trofocitos y gonocitos, morfológicamente semejantes, de los cuales se originan los esporocitos tras nuevas divisiones. Este tipo de multiplicación se designa con el nombre de **palinsporogénesis.** La figura 7g muestra un estadio con 2 trofocitos y 64 esporocitos. Estos últimos se liberan en forma de zoósporas flageladas al estallar la célula madre y producen la infección de nuevos huéspedes.

Además de los procesos de división agámica descritos hasta ahora, algunos flagelados poseen también la capacidad de división en la que se originan **gametos** sexualmente diferenciados. Tales gametos pueden fusionarse por parejas, con lo cual se unen también los dos núcleos **(cariogamia** o **formación de un sincarión).** Este proceso sexual se denomina **copulación.** La célula producto de la copulación de los gametos es el **zigoto.** La figura 24a muestra el comienzo de la fusión de dos gametos de *Scytomonas pusilla* (euglenoidinos). Puesto que los dos gametos tienen el mismo tamaño se trata aquí de una **isogamia,** y como que los gametos tienen el tamaño de los flagelados vegetativos normales, se trata al mismo tiempo de una **hologamia.** El zigoto (fig. 24c) se enquista y se convierte en el **cistozigoto.** En el ejemplo de la figura 24d, después del enquistamiento de la forma vegetativa en el interior del flagelado *Chlamydomonas steini* (fitomonadinos) se forman numerosos gametos más pequeños (figura 24e). Éstos quedan libres en forma de gametos biflagelados (fig. 24f) y copulan entre sí por parejas (fig. 24g). Puesto que los dos gametos que copulan son del mismo tamaño, con respecto a la forma vegetativa normal no se trata de una hologamia. La figura 24 h muestra el producto de la fusión de los gametos, el zigoto. Si los gametos que copulan son de tamaño diferente, los **microgametos** se denominan masculinos y los **macrogametos** se denominan femeninos. La figura 24 i muestra una tal **copulación anisógama** entre dos gametos de *Chlamydomonas brauni.* La comparación con el ejemplo de *Chlamydomonas steini* (fig. 24 g) demuestra que la isogamia y la anisogamia se presentan en un mismo género. Si las diferencias entre micro y macrogametos son todavía más extremadas, la anisogamia se convierte en **oogamia,** que aquí se representa en el ejemplo del fitomonadino *Eudorina elegans* (fig. 24 k). Los microgametos, delgados y móviles, rodean a los macrogametos de la colonia femenina representada en la figura, que son inmóviles, y copulan con ellos de forma parecida a como un espermatozoide fecunda un huevo.

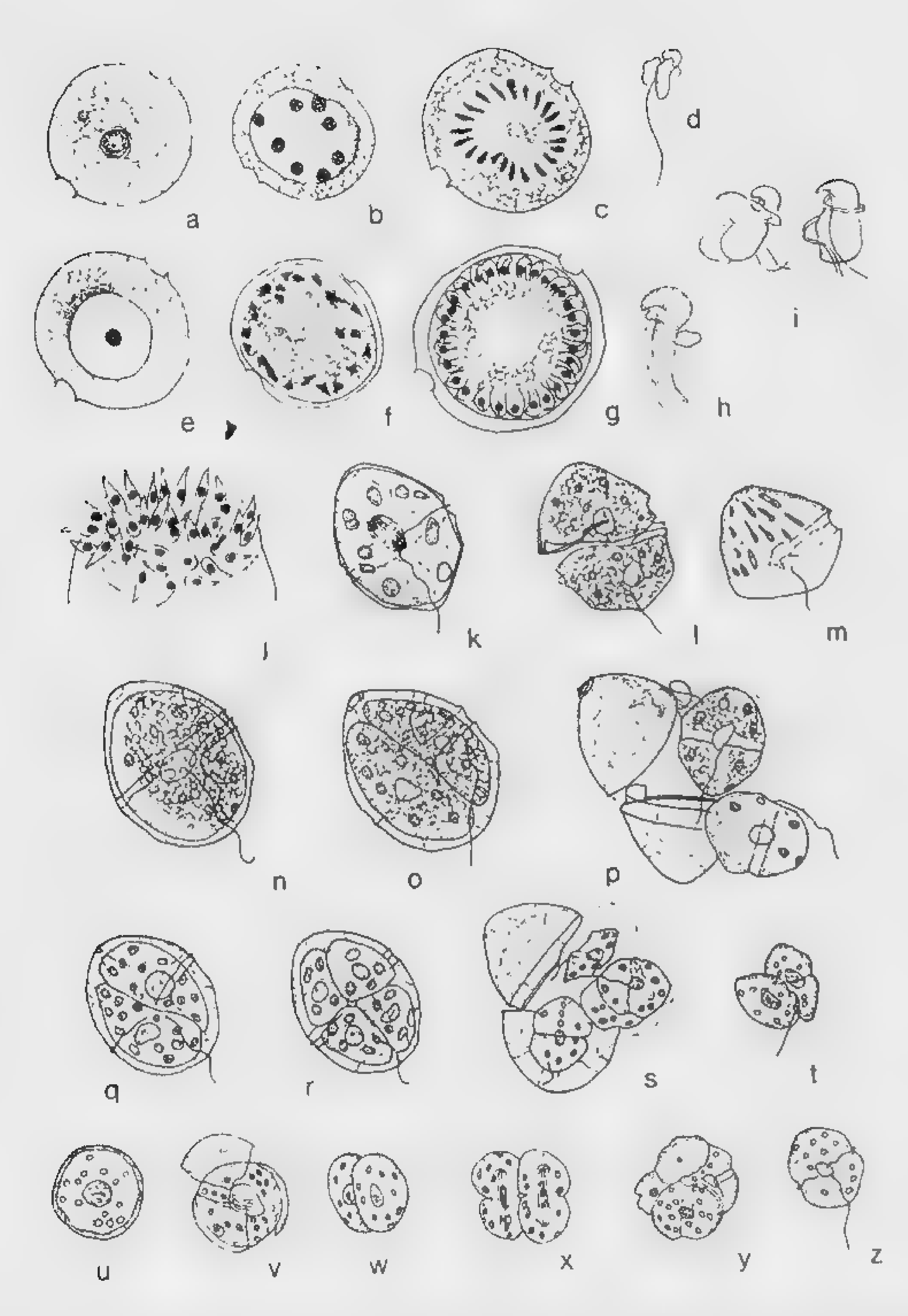


FIG. 25. **Sexualidad en los dinoflagelados. a-h** *Coccidinium duboscqui.* **a-d** Formación de las microzoósporas: a parásito mononuclear, **b** esquizogonia, **c** se originan las zoósporas, **d** microzoósporas libres. **e-h** Formación de las macrozoósporas: **e** parásito mononuclear con gran cantidad de substancia nutritiva, **f** esquizogonia, **g** ordenación periférica de las zoósporas, **h** macrozoósporas libres. **i** *Coccidinium mesnili*, copulación de las zoósporas-gametos. **j** *Noctiluca miliaris*, división múltiple, formación de las zoósporas (véase figura 8 a) en un fragmento circular de la superficie del cuerpo. **k-z** *Glenodinium lubiniensiforme*, **k-p** agamogonia: **k** trofozoito normal, **l** bipartición agámica, **m** célula hija con inicio de la formación de la segunda mitad del cuerpo,

La sexualidad no es en modo alguno un fenómeno fundamental del desarrollo de los flagelados. En algunas especies sólo existe la **agamogonia,** o sea la multiplicación asexual. Sólo en unas pocas especies se conoce la sexualidad. Si existe la posibilidad de una fase sexual de desarrollo, es decir, de **gamogonia,** ésta sólo ocasionalmente tiene lugar (fig. 24 l). O a veces sólo tiene lugar en momentos determinados. En algunos polimastiginos parásitos de la cucaracha *Cryptocercus punctulatus* y de los termes, la formación de gametos de los parásitos es inducida por la hormona de la muda del huésped. La figura 24 m muestra la formación de dos gametos que en un principio son sólo ligeramente diferentes en el flagelado enquistado del género *Trichonympha* dentro del intestino de la cucaracha *Crytocercus punctulatus.* Una vez liberados los gametos, el gameto femenino forma en su extremo posterior una protuberancia receptiva por la que el microgameto penetra en el macrogameto (fig. 24 n, o). El microgameto se desintegra luego y queda su núcleo, que realiza la cariogamia con el núcleo del macrogameto.

En consideración a otras relaciones filogenéticas merece especial atención el desarrollo de algunos dinoflagelados parásitos. La especial capacidad de transformación de los dinoflagelados se ha puesto ya de manifiesto con los pocos ejemplos que hemos dado de *Haplozoon clymenellae* (fig. 6 l-o) y *Blastodinium spinulosum* (fig. 7 e-g). Mientras que las zoósporas de *Haplozoon* y *Blastodinium* tienen multiplicación agámica, se ha demostrado que en las zoósporas del género *Coccidinium* existe también la capacidad de copulación. El origen de las zoósporas es inducido aquí mediante una esquizogonia. En *Coccidinium duboscqui,* un parásito del dinoflagelado *Peridinium balticum,* el parásito es en un principio mononuclear (figura 25 a). Mediante división múltiple se originan numerosos núcleos que se disponen periféricamente en el plasma, que en este momento está rodeado de una capa envolvente (fig. 25 b, c), y que conducen a la formación de microzoósporas (d). Las zoósporas salen al exterior a través de estructuras tubuliformes, los **esporoductos.** De los trofozoitos, también mononucleares, que se caracterizan por su reserva de substancia nutritiva (e), se originan las macrozoósporas mediante esquizogonia (f-h). Puesto que algunas especies del género *Coccidinium* producen hasta cuatro tipos de zoósporas morfológicamente diferenciables, es de suponer que estas zoósporas, que también se denominan **dinósporas,** tienen significaciones diferentes. Al igual que las zoósporas de *Haplozoon* y *Blastodinium,* podrían ser agametos o bien representar gametos. Puesto que existe esta última posibilidad, fue confirmada para las zoósporas de *Coccidinium mesnili,* un parásito del dinoflagelado *Cryptoperidinium foliaceum,* me-

n trofozoito grande, **o** división interna agámica del trofozoito grande (formación de zoósporas), **p** liberación de las dos zoósporas agámicas. **q-z** Gamogonia con la subsiguiente formación agámica de zoósporas: **q-r** formación de 4 zoósporas-gametos mediante divisiones internas, **s** liberación de las zoósporas-gametos, **t** copulación, **u** zigoto, **v** rompimiento de la envoltura del zigoto debido a la formación de gelatina, **w-x** divisiones agámicas con formación de 4 células hijas, **y** degeneración de 2 células hijas y origen de 2 zoósporas agámicas, **z** zoóspora agámica libre = trofozoito joven.

diante la comprobación de la copulación y la formación de un zigoto (fig. 25 i). El desarrollo ulterior de las zoósporas de estas especies de *Coccidinium* que sólo se desarrollan parasíticamente no se ha podido seguir hasta ahora.

En *Noctiluca miliaris*, especie dinoflagelada que vive libremente en el plancton marino (fig. 8 b), junto a la bipartición (fig. 23 k) se presenta también la formación de zoósporas (fig. 8 a). Estas zoósporas se originan después de una división múltiple del núcleo en un fragmento de la superficie celular en forma de calota (fig. 25 j). Si bien también para estas zoósporas se demostró la posibilidad de copulación y de formación de un zigoto, y con ello su carácter de gametos, algunos autores suponen que también pueden originarse zoósporas agámicas a través de la esquizogonia. Lo mismo que el género *Coccidinium*, tampoco aquí se conoce todavía el ulterior desarrollo de las zoósporas y los zigotos. Por este motivo tienen gran valor las investigaciones en cultivos de *Glenodinium lubiniensiforme*, especie de dinoflagelado de agua dulce de la familia de los peridínidos. Normalmente tiene lugar una bipartición agámica que, debido al caparazón de placas rígidas, se realiza ecuatorialmente (fig. 25 k-m); las células hijas completan el plasma y la otra mitad del caparazón, así como los flagelos que faltan. Después de 6-7 divisiones, mientras que los flagelados se hacen cada vez mayores (fig. 25 n), tiene lugar una disminución del tamaño de las células mediante la formación de dos zoósporas agámicas (o, p). Sólo después de que han quedado libres empieza la nueva formación de sus caparazones. Únicamente cuando se juntan poblaciones adecuadas tiene lugar el desarrollo de las zoósporas, que se manifiestan como gametos (q, t). Mediante dos divisiones se originan 4 gametos (r, s) que se liberan en forma de zoósporas flageladas al estallar el caparazón formado por placas. Sólo las zoósporas de diferentes células madres copulan entre sí (t) y forman un zigoto (u). Pasados algunos días la expulsión de gelatina produce el rompimiento de la membrana del zigoto (v). Dentro de la masa de gelatina que persiste tienen lugar dos divisiones agámicas (w, x). De las 4 zoósporas así formadas, 2 degeneran (y), de modo que sólo las otras dos quedan en libertad y en pocas horas forman de nuevo su caparazón (z) y se desarrollan en estadios vegetativos normales. Este ejemplo no sólo demuestra que se pueden originar diferentes zoósporas, sino que al mismo tiempo pone en evidencia la gran variedad de posibilidades de desarrollo de los dinoflagelados.

Clase 2: Rizópodos (von Siebold 1845)

Sistemática de los rizópodos

Los rizópodos no poseen orgánulos persistentes para el movimiento. Por ello son los pseudópodos, expansiones transitorias del plasma celular, los que dan el nombre a la clase, ya que un tipo de pseudópodos posibles son los **rizópodos**. Son ramificados cual finas raíces, a menudo son filiformes, y pueden formar un retículo y fundirse unos con otros formando así **anastomosis** (figs. 42 a, c). La subdi-

visión de la clase Rizópodos en órdenes tiene en cuenta la ausencia o la presencia de elementos de sostén internos o externos del cuerpo plasmático. Puesto que los foraminíferos son evidentemente el grupo más especializado, serán tratados en último lugar.

Orden 1: Amebinos (Cash y Hopkinson 1905, **Amoebaea** Ehrenberg 1830), figs. 26-30

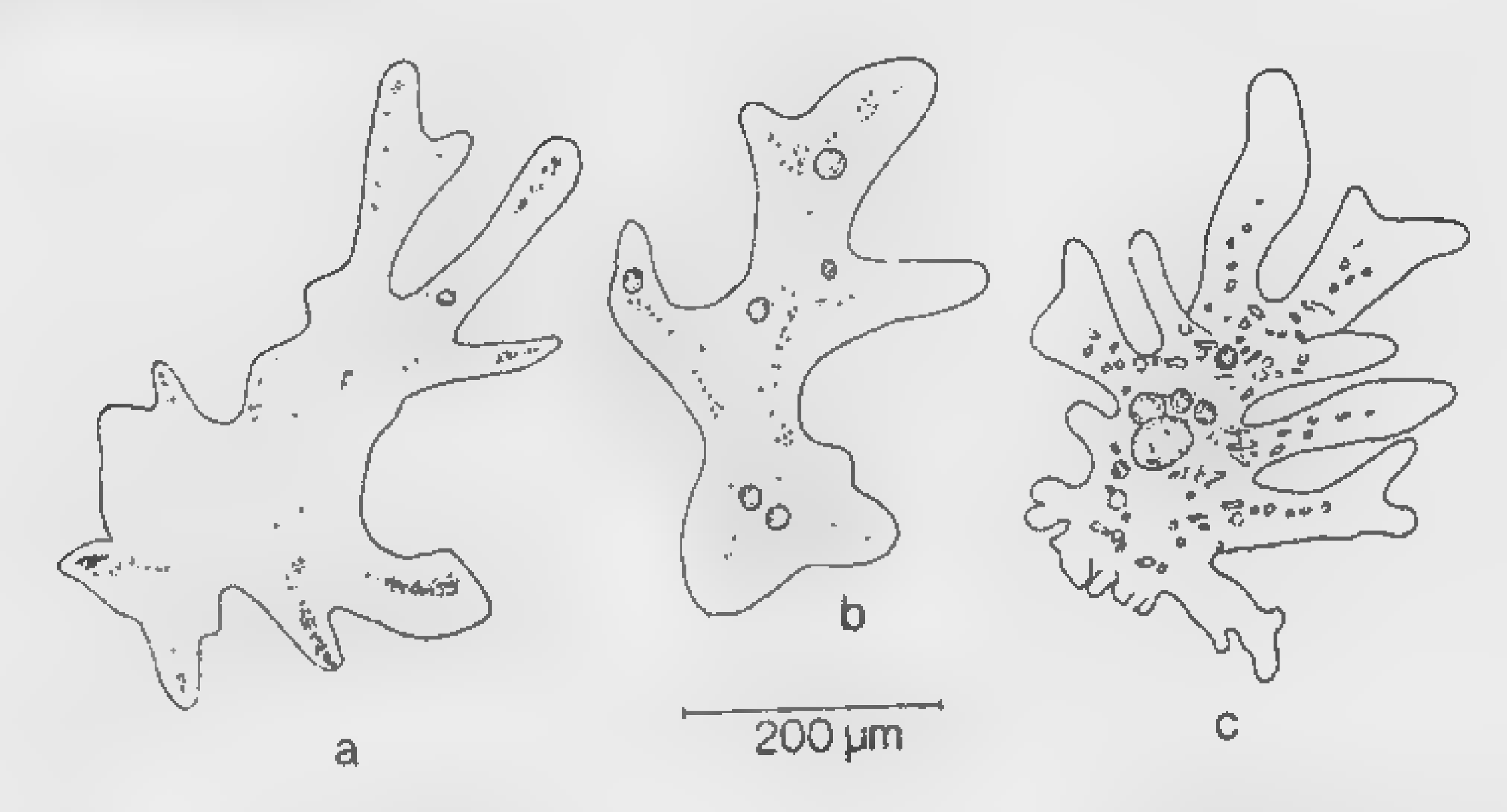


FIG. 26. **Amebinos.** Aumento 75×. a-c **Cáididos: a** *Chaos diffluens* (= *Amoeba proteus*), formación de pseudópodos en todas direcciones en forma de lobópodos, en plantas acuáticas y en el barro. **b** *Metachaos discoides*, con un pseudópodo dirigente, en estanques y charcas. **c** *Polychaos dubia*, con pseudópodos prominentes en la dirección del movimiento y pseudópodos cortos detrás, en parte en forma de pincel, en agua dulce.

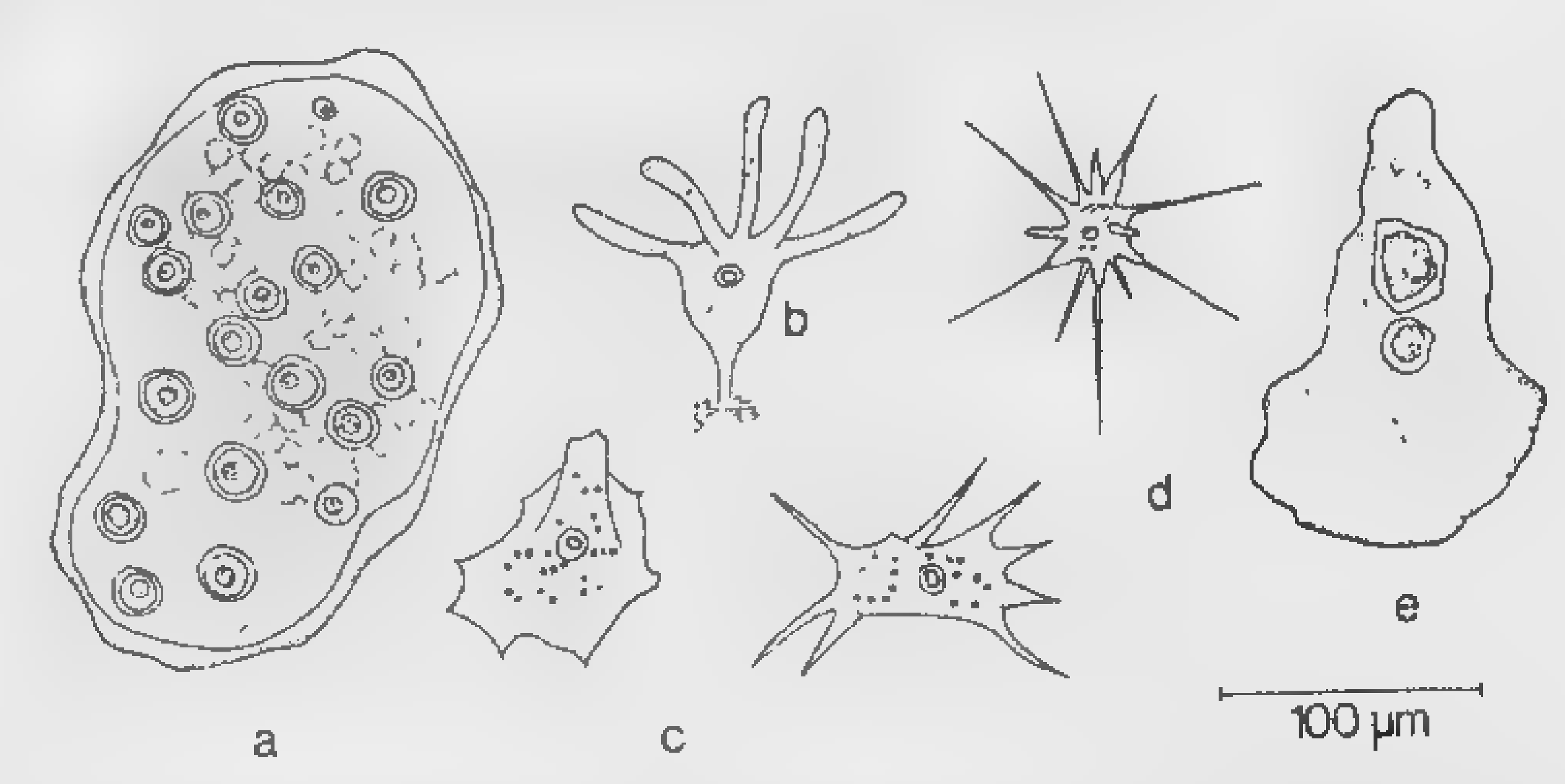


FIG. 27. **Amebinos.** Aumento 150×. a-c **Cáididos: a** *Pelomyxa palustris*, plurinuclear, con capa ectoplasmática consistente, a menudo con granos de arena. En charcas o tierra húmeda o musgo. **b** *Amoeba gorgonia*, formación intensiva de pseudópodos en todas direcciones, a veces se fija mediante un pseudópodo. c-d **Mayorélidos: c** *Mayorella vespertilio*, con filópodos, forma variable, en el barro y en plantas acuáticas. **d** *Astramoeba radiosa*, pseudópodos rígidos, en estanques y pantanos. e **Tecamébidos: e** *Thecamoeba verrucosa*, en tierra húmeda, charcas, musgo.

Los amebinos son cuerpos plasmáticos desnudos sin elementos de sostén y que cambian su forma hasta cierto punto mediante corrientes citoplasmáticas y formación de pseudópodos. Son heterótrofos, o sea que se alimentan de manera puramente animal, holozoica. Se forman varios tipos de pseudópodos atendiendo a la consistencia variable del citoplasma: **lobópodos** anchos y redondeados (figura 26), o **filópodos,** más delgados y a menudo puntiagudos (fig. 27 c, d). En la mayoría de los casos puede distinguirse un ectoplasma periférico, más consistente y más hialino, y un endoplasma más vacuolizado o granulado. En el endoplasma se encuentra uno o varios núcleos, las vacuolas nutritivas, y, en las amebas que viven en agua dulce o en el suelo húmedo, también vacuolas pulsátiles. La estructura nuclear, así como el tipo de pseudópodos y su forma de movimiento, son los medios que se utilizan para la ordenación sistemática.

Los **Rizomastiginos,** que poseen la capacidad de formar flagelos, fueron ya mencionados en el lugar correspondiente dentro de los flagelados (véase fig. 2 b; 4 e; 16 e; 17 k; 18 a). Sólo el género **Vahlkampfia** (figs. 16 g, 28 a), que se clasifica con los **Tetramítidos** debido al curso de su mitosis, permanece sin flagelos. Por ello es necesario un estudio minucioso de su mitosis para diferenciarlo del género **Hartmanella** (también **Acanthamoeba),** perteneciente a los **Amébidos** (fig. 29 a). Todas esas pequeñas amebas forman en la dirección del movimiento un ancho lobópodo y se denominan en conjunto, sin diferenciaciones más detalladas, **Limaxamebas.** En los **Cáididos** (fig. 26 a-c), mucho mayores, se presenta una formación de lobópodos más intensiva, con corrientes citoplasmáticas más fuertes y cambios de forma; a este grupo pertenece la conocida especie *Chaos diffluens (= Amoeba proteus).* El género **Chaos** está emparentado con *Amoeba gorgonia* (fig. 27 b), que en ocasiones utiliza un pseudópodo como pedículo para fijarse. El género **Pelomyxa** (figura 27 a), siempre plurinuclear, comprende amebas con movimiento lento. En el citoplasma viscoso se observa un ectoplasma que forma un borde del cual salen los logópodos en forma de prolongaciones sacciformes, onduladas o quebradas. Las amebas tienen forma ovalada. La zona ectoplasmática de los **Tecamébidos** (figura 27 e) es todavía más consistente, parecida a una membrana; en ellos se observan deformaciones del ectoplasma anterior, sacciforme, producidas por pliegues que se forman al moverse, sin que haya una verdadera formación de pseudópodos. A este grupo pertenece *Sappinia diploidea* (fig. 28 b), que se ha encontrado en heces de lagarto y se ha cultivado, y que es muy interesante biológicamente por su sexualidad. Los **Mayorélidos** (figs. 27 c, d, 28 c) no poseen lobópodos, sino filópodos, en general muy hialinos. Los filópodos no determinan esencialmente el movimiento hacia adelante de las amebas, sino que sirven principalmente para la toma de alimento.

Muchos **Amébidos** viven de forma parásita en segmentos intestinales colonizados por bacterias. Para su ordenación sistemática es principalmente importante la estructura del núcleo teñido, que puede ser compacto (fig. 29 b, c), laxo (fig. 29 d) o, en el importante género **Entamoeba,** con un núcleo anular y un corpúsculo interior (figuras 28 e, f, 29 e, f). A este grupo pertenece también el agente

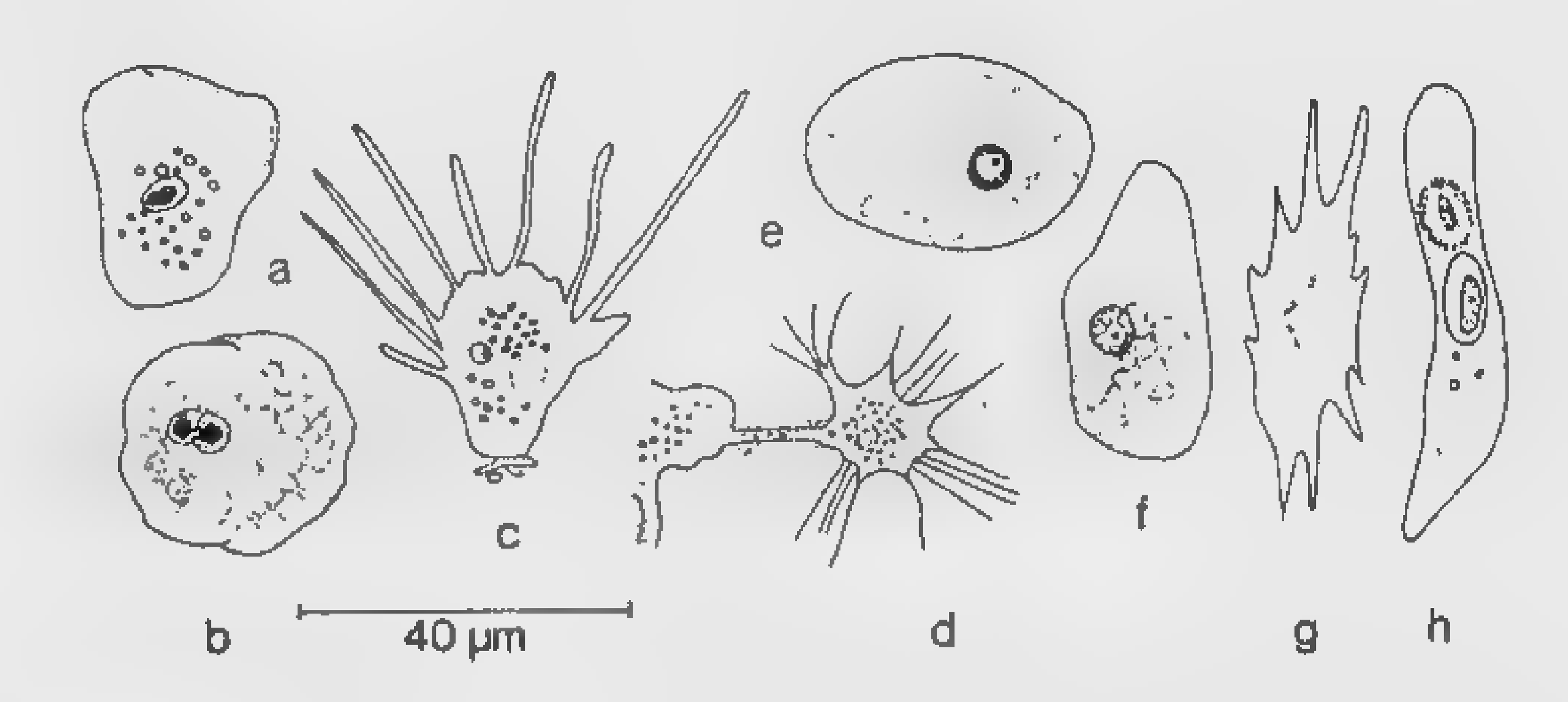


FIG. 28. **Amebinos.** Aumento 500 ×. **a** *Vahlkampfia guttula,* con un pseudópodo ancho delante, en el barro y en plantas acuáticas (compárese con *Vahlkampfia ranarum,* **Tetramítidos,** fig. 16 g). b **Tecamébidos: b** *Sappinia diploidea,* con ectoplasma consistente, binuclear, vive en las heces. c **Mayorélidos: c** *Vexillifera ambulacralis,* pseudópodos en forma de tentáculos, en pequeñas corrientes de agua. d **Vampirélidos: d** *Vampyrella spirogyrae,* sobre una alga y saliendo del quiste reproductor. e-f **Amébidos: e** *Entamoeba coli,* parásito intestinal del hombre, teñida, con bacterias fagocitadas. **f** *Entamoeba muris,* ameba intestinal de la rata. g **Acrasios: g** *Dictyostelium discoideum,* como ameba libre, sobre sustancias en putrefacción. h **Paramébidos: h** *Paramoeba pigmentifera,* con un corpúsculo secundario parecido a un núcleo y situado junto al núcleo verdadero, central, parásito en la cavidad del cuerpo de los quetognatos.

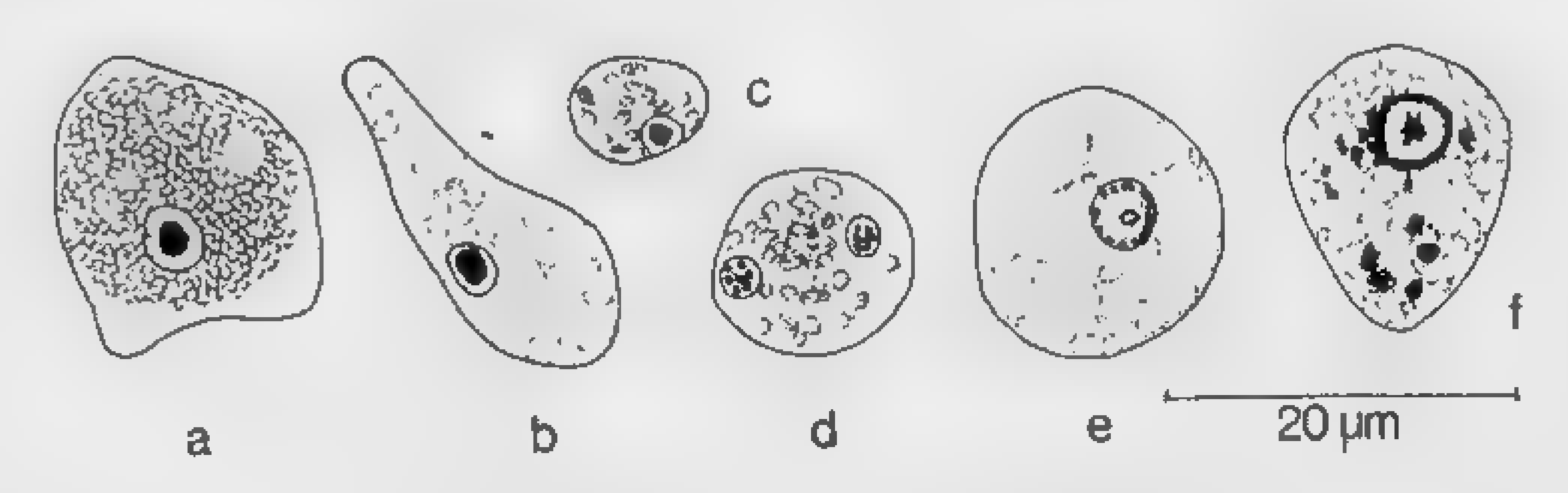


FIG. 29. **Amebinos.** Aumento 1000 ×. a-f **Amébidos: a** *Hartmanella hyalina* (también denominada *Acanthamoeba hyalina*), en corrientes de agua, en el suelo y en medios pútridos. **b** *Jodamoeba bütschlii,* parásito intestinal del hombre, núcleo teñido compacto. **c** *Endolimax nana,* como *J. bütschlii* pero más pequeño. **d** *Dientamoeba fragilis,* también ameba intestinal del hombre, aquí representada como un estadio de mayor tamaño, con 2 núcleos separados. **e** *Entamoeba histolytica,* causante de la disentería amebiana en el hombre, forma coloreada del lumen del intestino. **f** *Entamoeba ranarum,* parásito intestinal de las ranas y sapos y de sus renacuajos.

causante de la disentería amebiana (figs. 1 c, d, 29 e). Los parásitos que sorben el plasma de las algas constituyen el género **Vampyrella** (figura 28 d). Los **Paramébidos** son también interesantes biológicamente pues, además del núcleo, poseen un corpúsculo secundario que también puede dividirse (fig. 28 h), así como los **Acrasios** (figura 28 g), que a veces se unen y forman complicados pseudoplasmodios (fig. 155). Finalmente cabe mencionar a los **Piroplásmidos**, parásitos de los glóbulos rojos, los cuales, contrariamente a los parásitos causantes de la malaria, que también viven en los eritrocitos, no poseen sexualidad ni, por tanto, esporogonia, sino que se reproducen únicamente por bipartición o por división múltiple en el huésped vertebrado y en las garrapatas transmisoras (fig. 30).

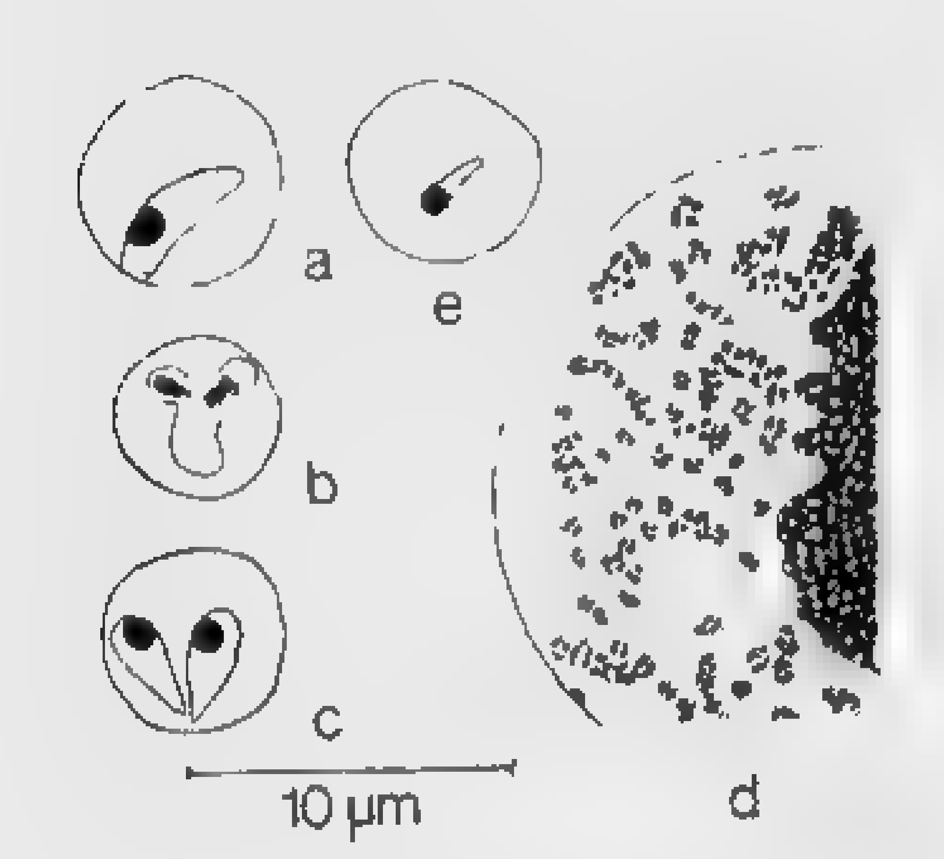


Fig. 30. **Amebinos.** Aumento 1500 ×. **a-e Piroplásmidos: a-c** *Babesia bigemina*, causante de la fiebre de Texas del ganado, **a** forma ameboide, **b** división, **c** forma piriforme después de la división. Transmisión a través de garrapatas **(Boophilus). d-e** *Theileria parva*, causante de la fiebre de la Costa Oriental entre el ganado africano, **d** multiplicación en el plasma de un linfocito (vista parcial), **e** parásito en el eritrocito, desarrollo ulterior con transmisión en la garrapata *Rhipicephalus appendiculatus*.

Debido al hecho de que atacan a los glóbulos rojos, los piroplásmidos se clasifican a menudo sistemáticamente con los coccidios, especialmente los causantes de la malaria, a pesar de la falta de esporogonia. Actualmente, ciertas estructuras que pueden observarse con el microscopio electrónico y a las que pertenecen el orgánulo par (P) y el conoide (C) representados en la figura 140, junto con otras estructuras microscópicas se denominan **complejo apical**. Los protozoos con complejo apical se reúnen bajo la denominación de **Apicomplejos**. Puesto que los piroplásmidos poseen el complejo apical típico de los coccidios, este hallazgo justifica nuevamente la clasificación de los piroplásmidos con los coccidios.

Orden 2: Heliozoos (Haeckel 1866), figs. 31-33

Los heliozoos tienen un cuerpo esférico del cual irradian en todas direcciones finísimos pseudópodos que poseen un eje reforzado y que reciben el nombre de **axópodos**. También en los heliozoos pueden reconocerse con frecuencia dos zonas plasmáticas. Si el ectoplasma está groseramente vacuolizado se diferencia como córtex de la sustancia medular interna o medula (fig. 32 a). El córtex contiene las vacuolas pulsátiles y la medula contiene el núcleo o núcleos. En el suborden **Actinofridios** (figs. 32 a, 33 a) se agrupan

algunos heliozoos en los que los ejes de los axópodos salen de la base del córtex, o del núcleo, mientras que en el grupo más numeroso, el de los **Centrohelidios**, los ejes salen del interior de la medula, a partir de un gránulo central (figs. 32 b, 33 b-g). En este suborden son también frecuentes los reforzamientos del cuerpo celular mediante envolturas gelatinosas, así como concreciones xenó-

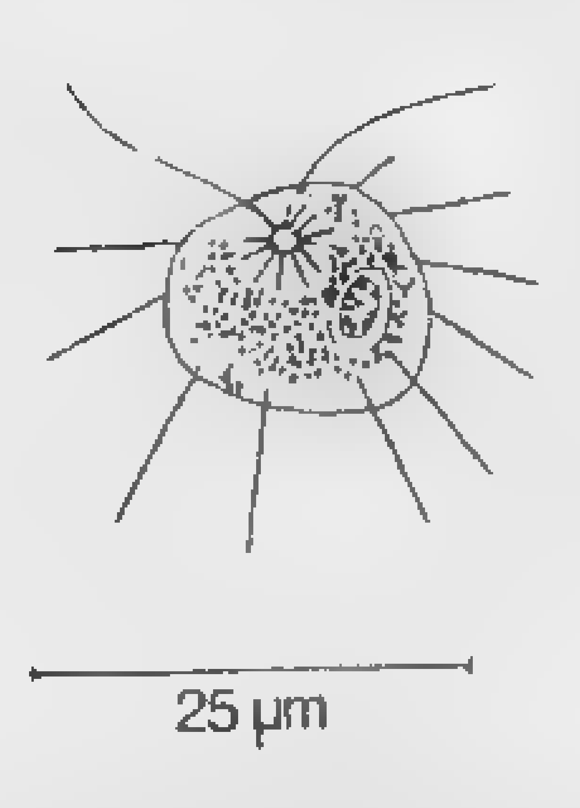


Fig. 31. **Heliozoos.** Aumento 800 ×. **Helioflagélidos:** *Dimorpha mutans*, 2 flagelos, centrosoma como gránulo central de los axópodos. En aguas dulces.

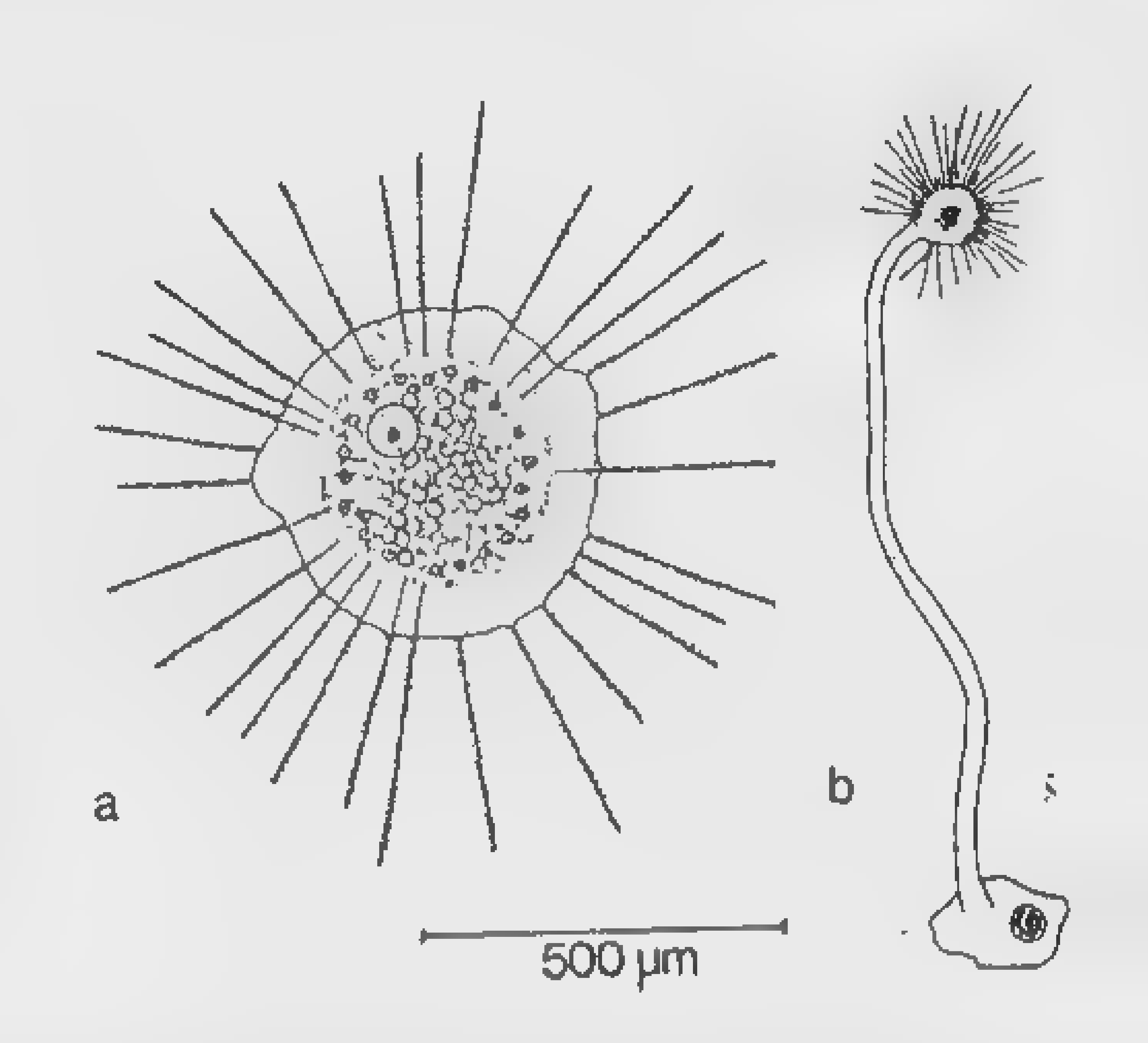


Fig. 32. **Heliozoos.** Aumento 40 ×. **a Actinofridios: a** *Actinosphaerium eichhorni*, sin gránulo central, los axópodos empiezan en la base del córtex, la sustancia medular es plurinuclear y contiene alimento fagocitado. En agua dulce y también aguas pútridas. **b Centrohelidios: b** *Wagnerella borealis*, forma fija, marina, con núcleo normalmente en el pie. Cuerpo celular reforzado con una envoltura gelatinosa que tiene incluidas agujas silíceas. Mar Mediterráneo, Mar Blanco.

genas o autógenas. Los **Helioflagélidos** (fig. 31) representan una forma de transición a los flagelados; tienen verdaderos axópodos que surgen en un centrosoma como gránulo central. Algunos flagelados sin axópodos y con filópodos (fig. 3 a) muy delgados, de disposición radial, tienen aspecto de heliozoos. Según esta diferenciación, el género **Clathrulina** (fig. 33 h) no pertenece a los heliozoos sino que debe clasificarse con los testáceos por sus finos filópodos y su caparazón esférico perforado. Con pocas excepciones (fig. 32 b) los heliozoos son protozoos que nadan libremente y que viven principalmente en agua dulce.

Orden 3: Radiolarios (Müller 1858), figs. 34-35

Los radiolarios, al igual que los heliozoos, tienen generalmente una forma esférica de la que irradian axópodos o filópodos, así como también rizópodos. Son habitantes pelágicos de los mares cálidos.

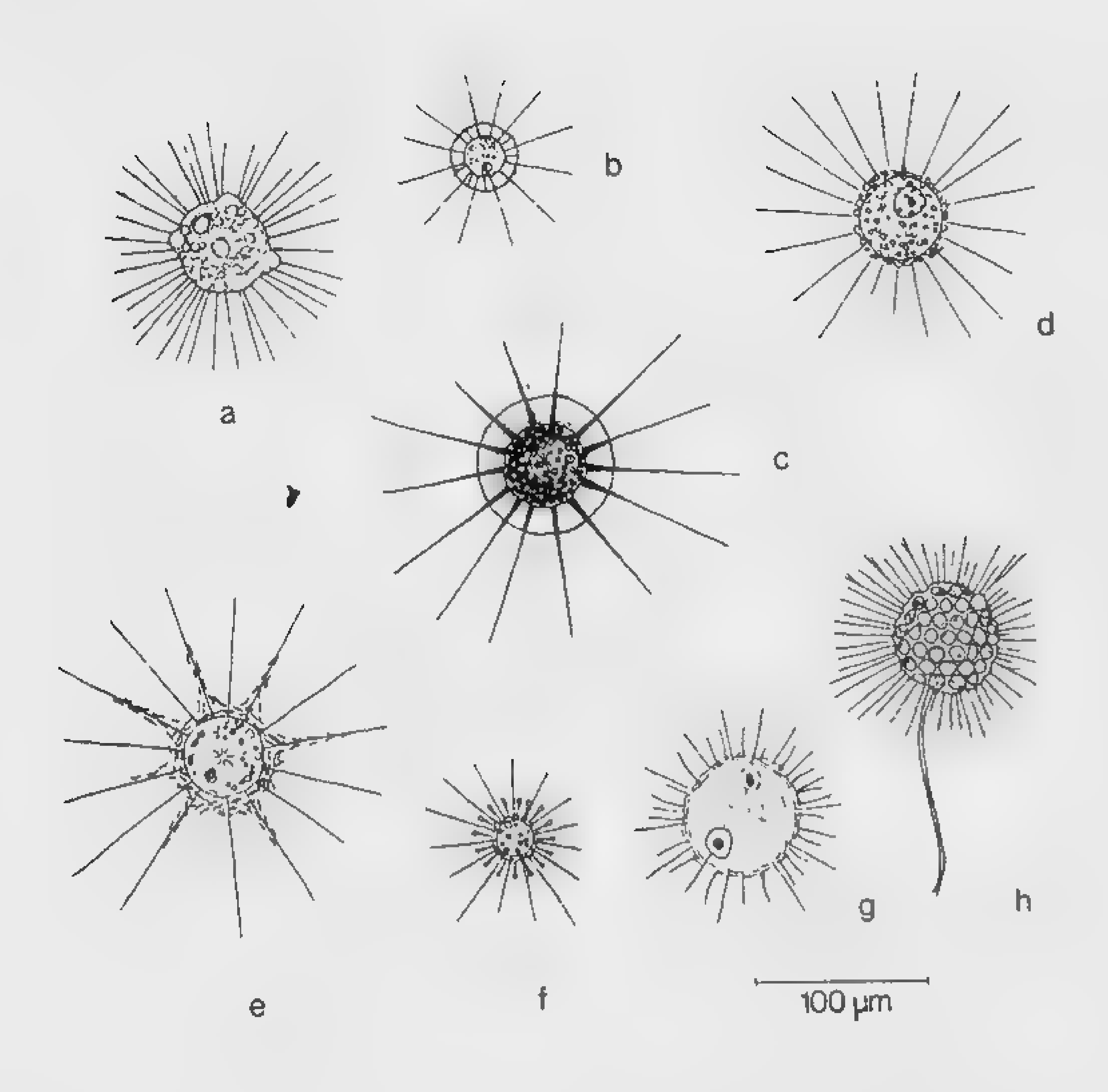


FIG. 33. **Heliozoos.** Aumento 150 × a **Actinofridios: a** *Actinophrys sol*, mononuclear, sin gránulo central, los filamentos axiales llegan hasta el núcleo central. Principalmente entre plantas acuáticas en agua dulce estancada. b-g **Centrohelidios,** con gránulo central: **b** *Astrodisculus radians*, con envoltura gelatinosa sin inclusiones, no hay división del citoplasma. Núcleo excéntrico. En charcas y estanques. **c** *Heterophrys myriopoda*, envoltura gelatinosa con numerosas agujas quitinosas, citoplasma con algas simbiónticas, núcleo excéntrico. En charcas, aguas pantanosas y marino entre algas. **d** *Lithocolla globosa*, mononuclear, capa externa gelatinosa cubierta con numerosos gránulos de arena, diatomeas, etc., coloración rojiza. En lagos, ríos y aguas salobres. **e** *Raphidiophrys pallida*, capa gelatinosa externa con muchas escamas silíceas ligeramente curvadas, también en la base de los axópodos. Ectoplasma granulado, mononuclear. Entre plantas en agua dulce estancada. **f** *Raphidocystis tubifera*, capa gelatinosa externa con elementos silíceos tangenciales, falciformes y radiales y en forma de trompeta. En aguas pantanosas. **g** *Acanthocystis aculeata*, con clara separación del ectoplasma y el endoplasma, gránulo central bien visible. Envoltura gelatinosa con plaquitas silíceas tangenciales y fuertes agujas silíceas radiales, dirigidas hacia fuera. Entre plantas acuáticas en agua dulce. **h Testáceos: h** *Clathrulina elegans*, fija, aspecto de heliozoo pero con finos filópodos en lugar de axópodos, separación del endoplasma y el ectoplasma. Núcleo central. Caparazón orgánico en forma de una esfera agujereada, amarillo pardusca. En pequeñas corrientes y en pantanos.

En los radiolarios verdaderos el endoplasma, que contiene el núcleo, está siempre rodeado por una membrana rígida, con poros, que se denomina cápsula central. Los **Peripíleos** o **Espumelarios** tienen una cápsula central que está perforada por numerosos poros (fig. 34 a), los **Monopíleos** o **Naselarios** tienen la cápsula central con una placa porosa delimitada (fig. 34 b) y los **Tripíleos** o **Feodarios** tienen una cápsula con un astropilo y dos parapilos opuestos al astropilo (figura 34 c). El protoplasma extracapsular está ramificado formando una red que constituye, con numerosas inclusiones que son casi siempre de sustancia gelatinosa **(calima),** una estructura de consistencia espumosa. En los feodarios, delante del astropilo se encuentra también el **feodio,** masa de pigmento pardo amarillenta. La formación de elementos esqueléticos rígidos, ya existente en los heliozoos, está, en general, mucho más desarrollada en los radiolarios. Sólo algunas veces se presentan deposiciones de cuerpos extraños tales como diatomeas, entre otros. Los elementos esqueléticos autógenos consisten en ácido silícico amorfo (opal) y pueden formar las estructuras esqueléticas más bellas y complicadas, las cuales, en algunos lugares, y debido a su gran resistencia, pueden constituir una parte considerable del fondo marino. No todos los radiolarios poseen elementos de sostén inorgánicos (fig. 34 d, m). Junto a espículas silíceas dispuestas radialmente (fig. 34 h) se presentan también estructuras esqueléticas ordenadas concéntricamente (fig. 34 e, i), a las que pertenecen armazones reticulados (fig. 34 l) que pueden ser esféricos, en forma de yelmo, de jaula, de urna o de campana. Si se forman varias estructuras esqueléticas de diferente tamaño, están conectadas unas con otras mediante estructuras radiales (figura 34 k). Espículas silíceas superpuestas (fig. 34 k) o proyecciones tentaculares (fig. 34 f) aumentan la capacidad de flotación de los radiolarios. También se presentan ramificaciones irregulares, radiciformes (fig. 34 g). El brillo opalino del esqueleto silíceo, los pigmentos embebidos en el plasma, así como gotitas de aceite que se encuentran principalmente en las cápsulas centrales, los corpúsculos nutritivos absorbidos, los productos del metabolismo y también los simbiontes **(zooxantelas)** coloreados que viven en el plasma extracapsular, así como la cápsula central, rojiza, verde o parda, dan a los radiolarios su coloración y a menudo les hacen muy opacos. Los **Actipíleos** o **Acantarios** deben distinguirse de los verdaderos radiolarios. En ellos no siempre existe una cápsula central (fig. 35 a). Si está presente (fig. 35 b), es relativamente grande y está formada por una membrana elástica, delgada y sin poros, que sólo es perforada por las agujas o espículas del esqueleto, consistentes en sulfato de estroncio y casi siempre dispuestas radialmente. Estas espículas están unidas en el centro o bien se cruzan en este punto. La sustancia gelatinosa de los acantarios no está incluida en el ectoplasma como en los radiolarios verdaderos, sino que es una envoltura periférica. **Mionemas** contráctiles en el extremo exterior de las espículas

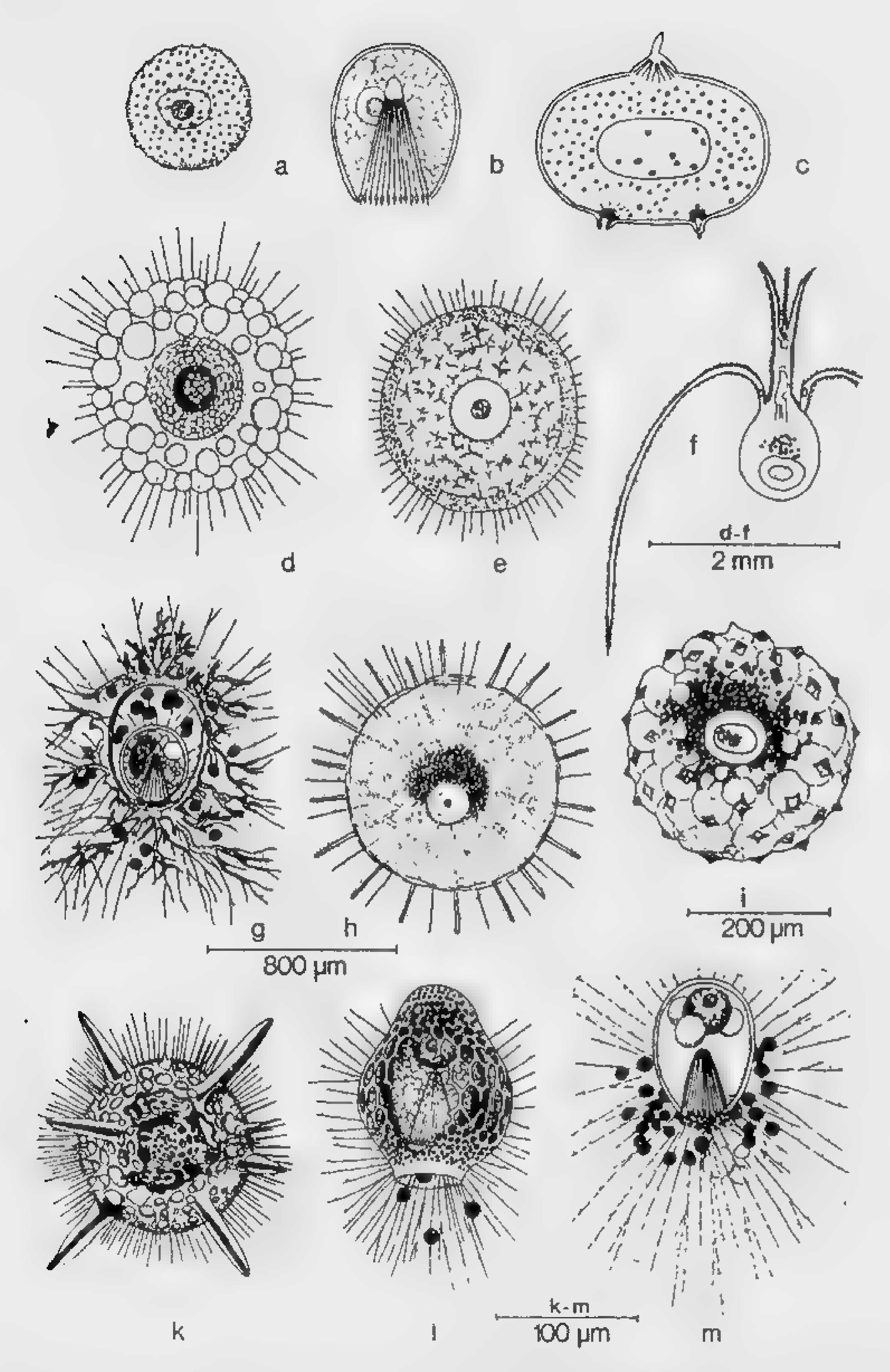


FIG. 34. **Radiolarios.** a, b, c: **Esquema de las cápsulas centrales.** d, e, k: **Peripíleos.** g, l, m: **Monopíleos.** f, h, i: **Tripíleos. a** Cápsula central de los peripíleos con poros por todas partes, núcleo central. **b** Cápsula central de los monopíleos con placa porosa, encima formación del cono a partir de los canales de los poros, con núcleo. **c** Cápsula central de doble pared de los tripíleos, con un astropilo y dos parapilos, con un gran núcleo central. d-f: Aumento 10 ×. **d** *Thalassicolla nucleata,* sin esqueleto, con axópodos, la oscura cápsula central está rodeada de cuerpos blandos extracapsulares pluriestratificados. **e** *Lampoxanthium pandora,* núcleo rodeado por la cápsula central vacuolizada, zona extracapsular con agujas esqueléticas incluidas y capa gelatinosa. Con axópodos. **f** *Tuscarora murrayi,* cápsula central con pigmento delante del astropilo. Esqueleto silíceo rígido con largas prolongaciones parecidas a brazos (en la figura están rotos en parte). g-h: Aumento 25 ×. **g** *Lithocircus magnificus,* cápsula central con placa porosa. Esqueleto en forma de ramificaciones radiciformes. Con rizópodos. **h** *Aulacantha scolymantha.* Esqueleto constituido por agujas silíceas huecas, separadas unas de otras, tangenciales y finas, situadas periféricamente. Con axópodos. Feodio abundante en el plasma extracapsular delante del astropilo de la cápsula central. i Aumento 75 ×. i *Caementella stapedia,* sin esqueleto propio, sólo con elementos esqueléticos extraños situados en la superficie. Con feodio abundante. k-m Aumento 150 ×. **k** *Hexacontium asteracanthion,* esqueleto compuesto de 3 caparazones reticulados (en la figura roto en parte) y agujas silíceas radiales. **l** *Cyrtocalpis urceolus,* cápsula central con zona porosa. Esqueleto en forma de urna reticulada, con rizópodos. m *Cystidium princeps,* sin esqueleto, cápsula central con placa porosa y núcleo, así como gotitas de aceite. Los rizópodos atraviesan la zona gelatinosa extracapsular (representado en sección).

esqueléticas radiales hacen posible un cambio en la forma del cuerpo (fig. 35 b). También en los acantarios pueden existir estructuras concéntricas adicionales, reticuladas o en placas. Al contrario que en los radiolarios, las zooxantelas viven de forma intracapsular. Todas esas diferencias hacen que los acantarios se clasifiquen como un grupo separado de protozoos, situado entre los heliozoos y los radiolarios. Puesto que algunas especies poseen una cápsula central, las colocaremos aquí como formas de transición al principio de los verdaderos radiolarios.

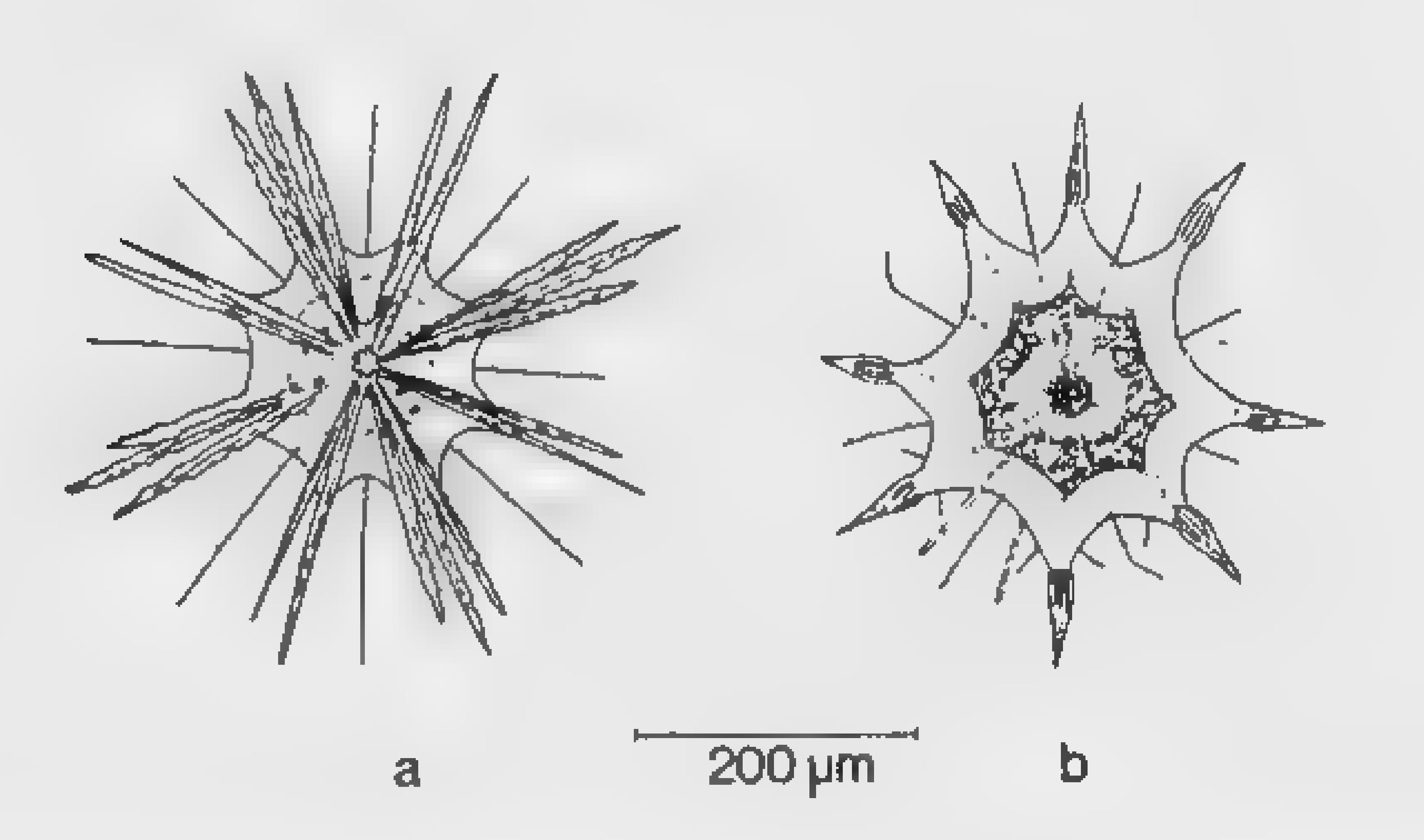


FIG. 35. **Acantarios (Actipíleos).** Aumento 75 ×. **a** *Conacon foliaceus,* sin cápsula central, con 20 agujas esqueléticas de sulfato de estroncio y axópodos. Dentro del plasma núcleos y zooxantelas (mayores). **b** *Acanthometra pellucida,* con cápsula central grande, plurinuclear. Zona periférica gelatinosa con mionemas robustos fijados en el lugar de salida de las agujas esqueléticas. Con axópodos.

Orden 4: Testáceos (Schultze 1854), figs. 36-38

Los testáceos, llamados también tecamebas (no deben confundirse con el género *Thecamoeba* de los amebinos), son, como indica su nombre, amebas con caparazón (teca). Sólo se diferencian de las amebas desnudas por la formación de una envoltura. No existen elementos de sostén internos. El caparazón, que siempre consta de una sola cámara (monotálamo), consiste en una sustancia delimitada por el citoplasma y de constitución gelatinosa, pseudoquitinosa o parecida a queratina. La dureza del caparazón puede ser reforzada, según las especies, mediante deposiciones de cuerpos extraños tales como arena, cuarzo, caparazones de diatomeas y otros restos esqueléticos, vegetales o animales, así como por excreciones silíceas autógenas, con lo que los caparazones se hacen opacos. Los caparazones de los testáceos poseen una sola abertura para la salida de los pseudópodos **(pseudostoma)**. Los pseudópodos son lobópodos o filópodos. Debido a ello se suponen relaciones de parentesco con

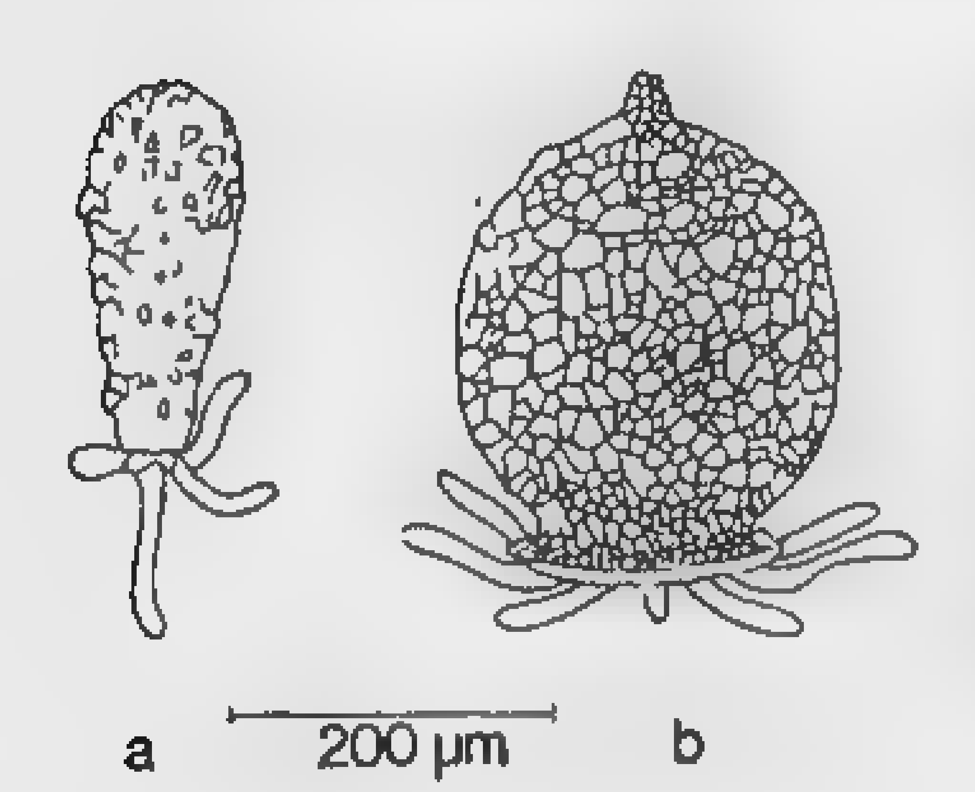


FIG. 36. **Testáceos.** Aumento 75 ×. a, b **Diflugíidos:** a *Difflugia oblonga*, caparazón piriforme con xenosomas (granos de arena, diatomeas), abertura del caparazón terminal, lobópodos delgados. En charcas, zanjas y pantanos, así como en suelo húmedo. **b** *Difflugia urceolata*, caparazón esférico a ovoide, con una pequeña punta en la parte superior, reborde en la abertura del caparazón para los lobópodos. Inclusiones como en *D. oblonga*. En charcas, zanjas, turberas, etc.

los amebinos. A menudo el citoplasma interno está dividido en una zona posterior, que contiene el núcleo, una zona media, que contiene las vacuolas digestivas y la vacuola pulsátil, y una zona anterior, pobre en inclusiones, en la que se forman los pseudópodos. Los testáceos son casi en su totalidad habitantes de aguas dulces y viven sobre plantas y en el fondo de las aguas, y también en aguas encharcadas y en musgo húmedo. La formación de los caparazones o de los pseudópodos constituye la base para la sistemática. Puesto que con frecuencia sólo se dispone de los caparazones, tomaremos aquí como base la constitución de los mismos.

Los **Arcélidos** (figs. 37 a-d, 38 a-b) poseen un caparazón de constitución orgánica que suele ser duro, estructurado y de color amarillento o pardusco, y en general tienen lobópodos delgados y a veces también filópodos. Los **Diflugíidos** (figs. 36 a, b, 37 e, f) tienen un caparazón reforzado con cuerpos extraños **(xenosomas)** y, también, lobópodos o filópodos. Los **Euglífidos** (figs. 37 g-k, 38 c) refuerzan su caparazón con deposiciones autógenas **(idiosomas)** que consisten en ácido silícico y cuya forma es característica para cada especie, por ejemplo de elíptica a redonda en *Nebela*, cuadrada en *Quadrula*, en forma de teja o de plaquitas en *Euglypha*, y en forma de bastoncito, curvadas, hexagonales o irregulares en *Lesquereusia*. Los pseudópodos son también lobópodos o filópodos. *Clathrulina* (figura 33 h) se sale de estos modelos pues tiene una esfera reticulada de ácido silícico que recuerda a los radiolarios. Sólo el género *Paraquadrula*, perteneciente a los euglífidos y que en su aspecto es semejante a *Quadrula* (fig. 38 c), en lugar de ácido silícico forma plaquitas calcáreas autógenas, pareciéndose en ello a los foraminíferos.

Orden 5: Foraminíferos (d'Orbigny 1826), figs. 39-42

Lo mismo que los testáceos, los foraminíferos son rizópodos con caparazón. Mientras que los caparazones de los testáceos son todos de una sola cámara (monotálamos), sólo son monotálamos los foraminíferos primitivos. La mayoría de ellos son **politálamos**, es decir, su caparazón tiene varias cámaras. Los tabiques que separan dichas cámaras están perforados por uno o varios agujeros **(forámenes)**, con lo cual las cámaras están comunicadas entre sí (fig. 43 m, o). De ahí el nombre de foraminíferos (que tienen forámenes). Los foraminíferos son protozoos marinos fósiles o recientes, a excepción de los alogromíidos, que viven en aguas dulces. Viven casi exclusivamente de forma **móvil** o **sésil** en el fondo marino y sobre algas, pertenecen pues al **bentos**, en parte a profundidades de más de mil metros. Sólo dos familias, con 25 especies, viven flotando en el agua, son **pelágicos (plancton)**. Puesto que se han descrito más de 300 géneros, esto representa sólo un número muy pequeño. Los caparazones de los foraminíferos pueden ser perforados al exterior **(Perforados)** o pueden carecer de agujeros **(Imperforados)**. El tamaño de los agujeros o poros, que representan la salida al exterior de los conductos de los poros del caparazón, oscila en las diferentes especies entre 0,5-15 µm. Los pseudópodos de los foraminíferos son siempre rizópodos, llamados también *reticulópodos*. Salen al exterior a través de aberturas especiales, y, en el caso de caparazones perforados, también en parte a través de los poros cuando éstos son lo suficientemente grandes. La forma y constitución de los caparazones es muy diversa. Los **Alogromíidos** (fig. 42 a) tienen caparazones quitinosos. Esta familia vive principalmente en aguas dulces. Por este motivo se había clasificado antiguamente con los testáceos, pero presentan importantes características de los foraminíferos, como son la formación de sus rizópodos y de sus gametos. Tienen un caparazón sin poros. Los *Aglutinantes* tienen caparazones aglutinados en los que los granos de cuarzo, la arena caliza, los caparazones de diatomeas, las agujas de esponjas, etc., están entretejidos y cementados con una sustancia aglutinante formada por el protoplasma y que contiene carbonato de calcio o hidróxido de hierro.

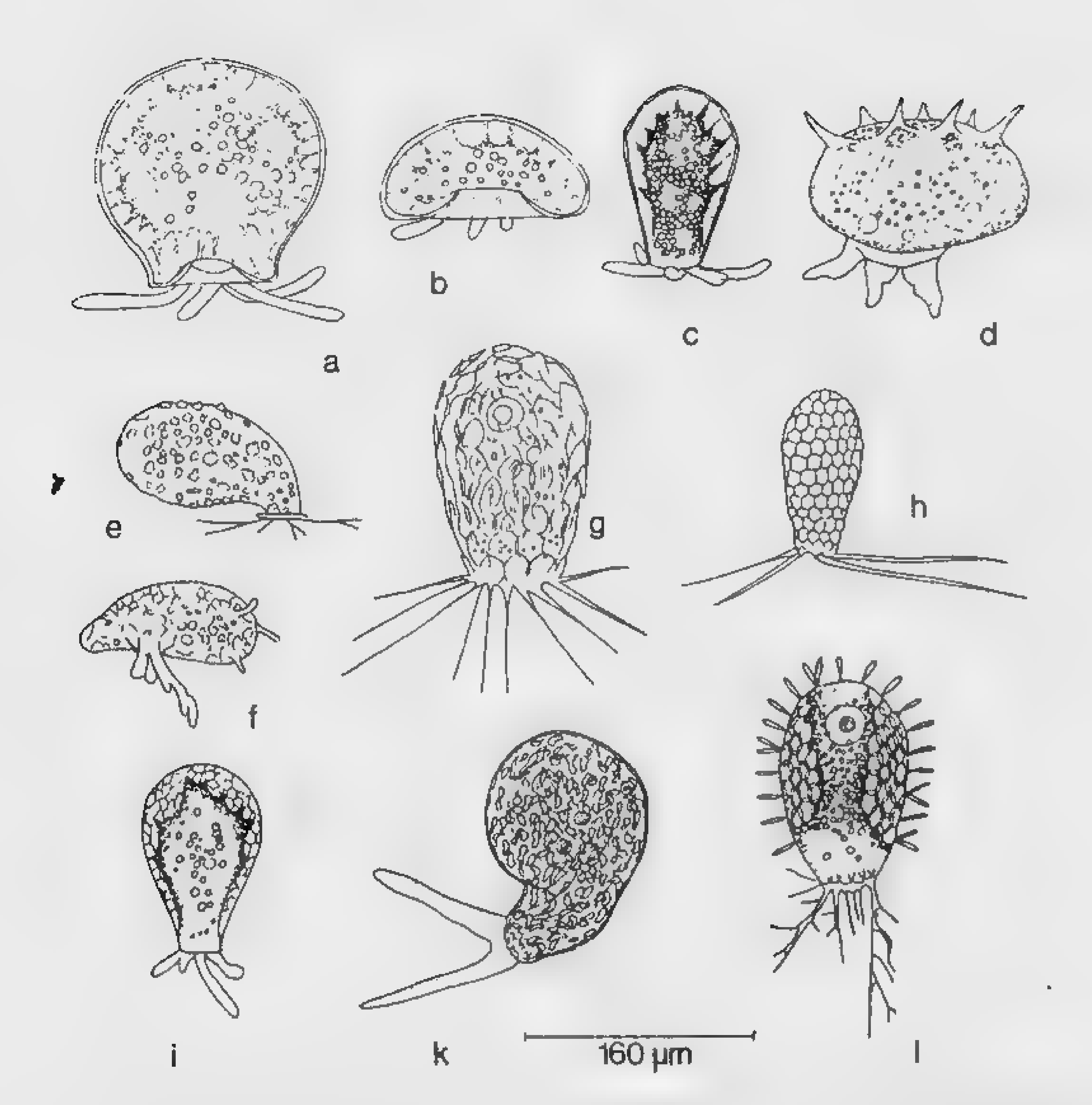


FIG. 37. **Testáceos.** Aumento 125 ×. a-d **Arcélidos: a** *Arcella mitrata,* caparazón de constitución orgánica, alto, en forma de balón, con abertura ventral en forma de embudo, lobópodos delgados. Entre plantas acuáticas. **b** *Arcella vulgaris,* caparazón en bóveda plana con piezas hexagonales, por lo general de color amarillo a pardusco. Abertura central redonda en la parte inferior convexa, binuclear, con varias vacuolas. En aguas estancadas, barro y tierra húmeda. **c** *Hyalosphenia papilio,* caparazón piriforme, amarillento, homogéneo, transparente, con unos cuantos poros pequeños en la parte superior, abertura terminal convexa. Entre plantas en agua dulce. **d** *Corycia coronata,* caparazón más elástico, con cambios de forma al moverse, con 6-12 espinas, la abertura basal puede cerrarse como un saco. En musgo. e-f **Diflugíidos: e** *Campascus cornutus,* caparazón en forma de alambique, cubierto de cuerpos extraños, principalmente gránulos de cuarzo, abertura con un collar fino y transparente, mononuclear, con filópodos. En el barro en agua dulce. **f** *Centropyxis aculeata,* caparazón en forma de cofia con inclusiones de arena y caparazones de diatomeas, con 4-6 espinas, abertura basal hundida y excéntrica, con lobópodos digitiformes. A menudo en agua encharcada entre las algas. g-l **Euglifidos: g** *Euglypha aspera,* caparazón de constitución orgánica, ovoide, con plaquitas silíceas autógenas imbricadas, en la zona de la abertura escamas silíceas finamente dentadas, con filópodos. En charcas, estanques, musgo. **h** *Euglypha alveolata (E. acanthophora),* caparazón ovoide, alargado, que es dentado y sobresaliente alrededor de la abertura. Con largos filópodos. En plantas acuáticas y musgo húmedo. **i** *Nebela collaris,* el caparazón delgado, de ovoide a piriforme, es aplanado lateralmente, cubierto de plaquitas silíceas alargadas, ovaladas o redondeadas, que forman un mosaico. Pseudópodos digitiformes y cortos. En turberas y musgo. El alimento que toma contiene a menudo clorofila. **k** *Lesquereusia spiralis,* caparazón redondo, algo aplanado, con una prolongación en forma de cuello en la abertura del caparazón, con plaquitas silíceas autógenas curvadas, vermiformes, pero también en parte con cuerpos extraños adicionales (arena, diatomeas). En agua encharcada y turberas. **l** *Placocista spinosa,* caparazón ovoide, ligeramente aplanado, hialino, cubierto (como *Euglypha*) con plaquitas silíceas ovaladas o en forma de teja y agujas silíceas adicionales. Abertura del caparazón flexible, filópodos a menudo ramificados. En agua dulce y en pantanos.

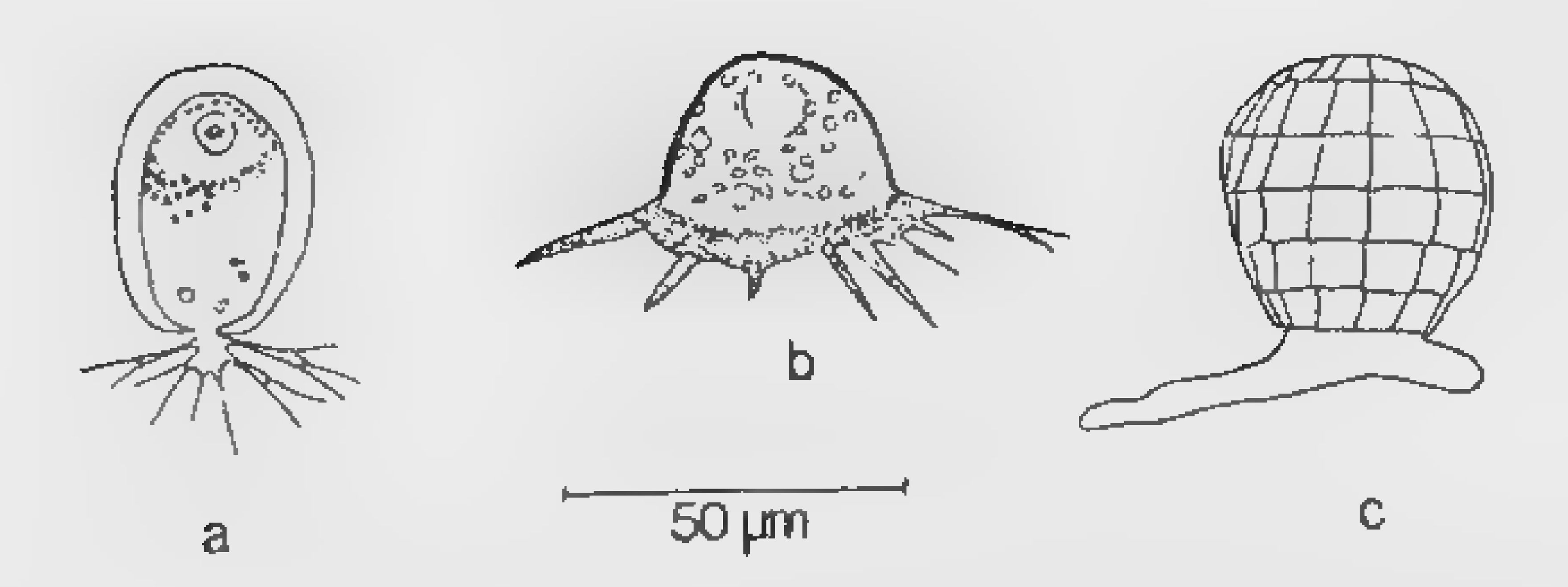


FIG. 38. **Testáceos.** Aumento 350 ×. a-b **Arcélidos: a** *Chlamydophrys stercorea,* caparazón delgado, sin estructura, plasma distribuido claramente en zonas, mononuclear, filópodos ramificados con pedúnculo pseudopodial. En líquidos pútridos y en estiércol. **b** *Cochliopodium bilimbosum,* caparazón quitinoso, flexible, de forma cambiante. Con pseudópodos aguzados. En agua dulce entre las algas. **c** *Quadrula discoides,* caparazón redondeado, comprimido lateralmente, cubierto uniformemente con plaquitas silíceas cuadradas. Abertura del caparazón lineal, con lobópodos. En agua dulce.

También aquí los caparazones casi siempre carecen de poros. Los foraminíferos más desarrollados poseen caparazones en los cuales sobre una capa delgada de sustancia orgánica se deposita principalmente carbonato cálcico. Estos caparazones de espato calizo cristalino polarizan la luz. Tales caparazones calizos sin poros, sólo con la abertura para los rizópodos, constituyen el grupo de los **Calcáreos imperforados,** mientras que los que tienen caparazones con agujeros son los **Calcáreos perforados.** Todos los caparazones de foraminíferos, que además poseen púas y varillas adicionales, son resistentes y pueden llegar a formar considerables sedimentos marinos.

Un «Catalogue of Foraminifera» que se publica en Nueva York ha sobrepasado ya los 50 tomos. Ante tal cantidad de formas nuestra descripción sistemática tiene que ser forzosamente deficiente y llena de lagunas: los **Alogromíidos** (fig. 42 a) han sido ya mencionados anteriormente. **Rabdammínidos** (fig. 39 b): caparazones gelatinosos o aglutinados, monotálamos, imperforados, no enrollados. **Ammodíscidos** (figs. 39 a, 40 a): caparazones también monotálamos, aglutinados o calcáreos, imperforados pero con enrollamiento en espiral.

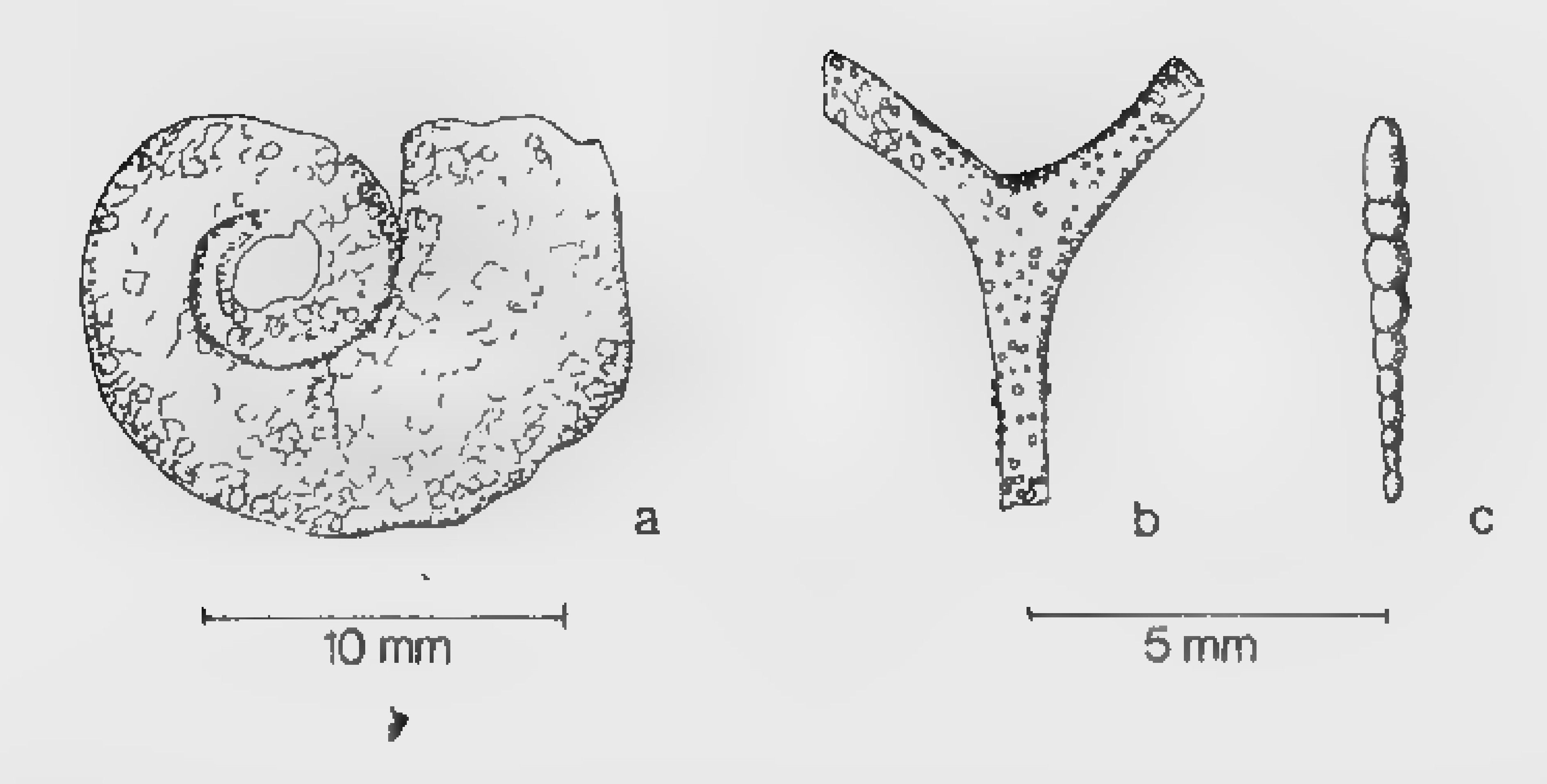


FIG. 39. **Foraminíferos.** Aumento 2×. a **Ammodiscidos:** a *Psammonyx vulcanicus,* forma microsférica, abertura terminal, caparazón siempre con agujas de esponja aglutinadas, con arena en la parte externa, imperforado. b-c Aumento 4×. **b Rabdammínidos:** *Rhabdammina abyssorum,* tubular con caparazón aglutinado, imperforado, abertura terminal. **c Nodosinélidos:** *Nodulina (Rheophax) nodulosa,* caparazón con una serie lineal de cámaras, con arena gruesa, imperforado, abertura terminal.

Nodosinélidos (fig. 39 c): caparazón aglutinado de arena o calcáreo, casi siempre imperforado pero politálamo en disposición lineal. **Miliolínidos** (fig. 41 a): caparazón politálamo imperforado, generalmente sólo calcáreo pero algunas veces además aglutinado. Las cámaras, ordenadas en espiral, por lo general abarcan cada una media

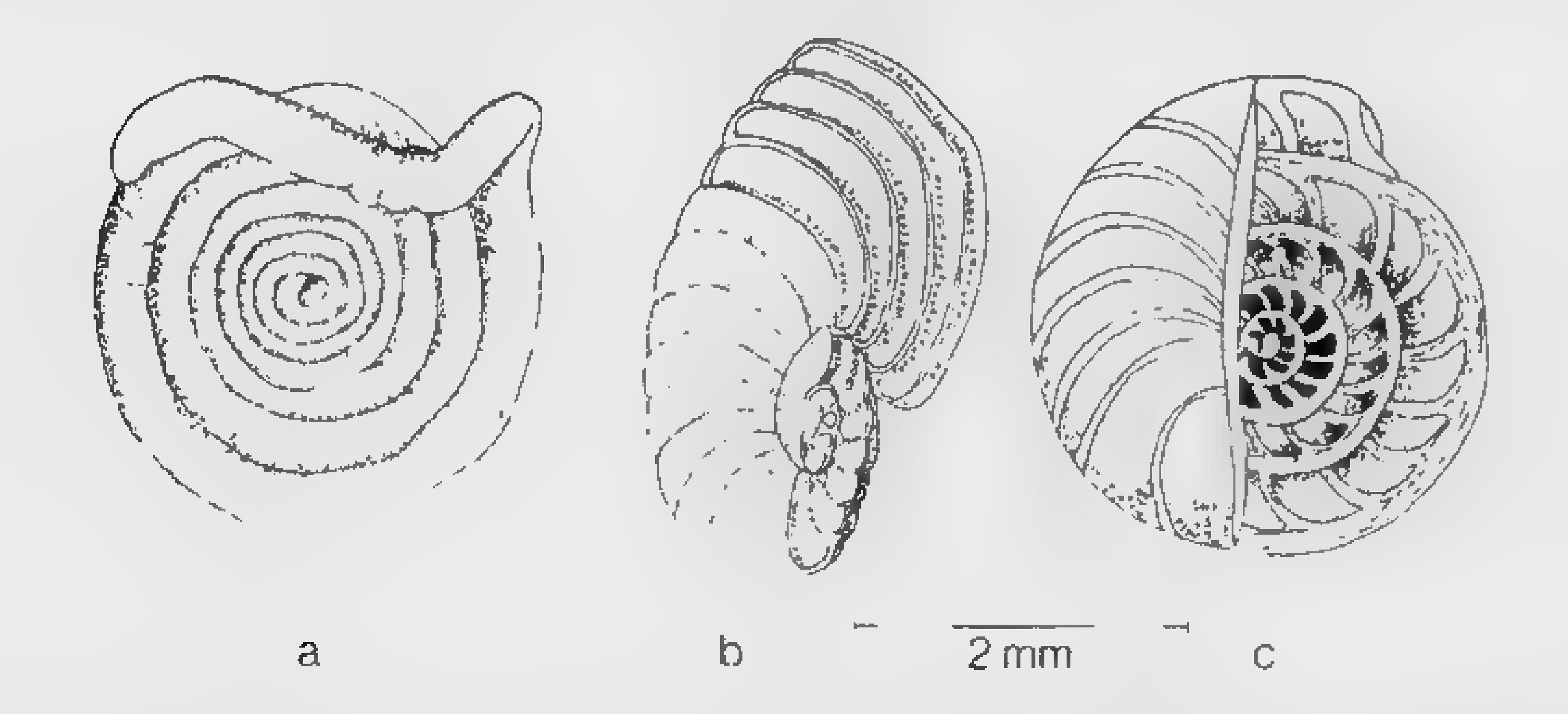


FIG. 40. **Foraminíferos.** Aumento 10×. a **Ammodiscidos: a** *Ammodiscus tenuis,* monotálamo, tubo de arena aglutinado espiralmente con masa aglutinante pardo rojiza, imperforado. **b Peneróplidos:** *Peneroplis pertusus,* calcáreo, politálamo, sólo la primera cámara perforada, las primeras cámaras con una abertura, las posteriores con varias, c **Rotálidos: c** *Nummulites cumingi,* las cámaras enrolladas en espiral son visibles a la derecha, caparazón calcáreo, perforado.

vuelta del caparazón. **Peneróplidos** (figs. 40 b, 41 b): politálamos, calcáreos, cámaras primero planespirales y luego dispuestas más linealmente. Sólo la primera cámara **(prolóculo)** es perforada. **Textuláridos** (fig. 42 b): caparazón desde arenoso hasta calcáreo, generalmente perforado, cámaras dispuestas en filas alternas. **Trocammínidos** (fig. 41 c): politálamos, cámaras dispuestas en espiral alrededor de un eje y en una sola fila, caparazón desde arenoso aglutinado hasta sólo calcáreo, imperforado. **Rotálidos** (figs. 40 c, 41 d-f, 42 c): caparazón politálamo, siempre calcáreo, perforado, planespiral o turboespiral, partiendo del prolóculo como centro. El tamaño de los foraminíferos oscila entre los 20 µm y 1 mm, pero existen también especies mucho mayores. La especie reciente *Psammonyx vulcanicus* (fig. 39 a) puede alcanzar los 6 cm y la especie fósil *Nummulites gizehensis* los 11-12 cm, con un grosor del caparazón de 1 cm.

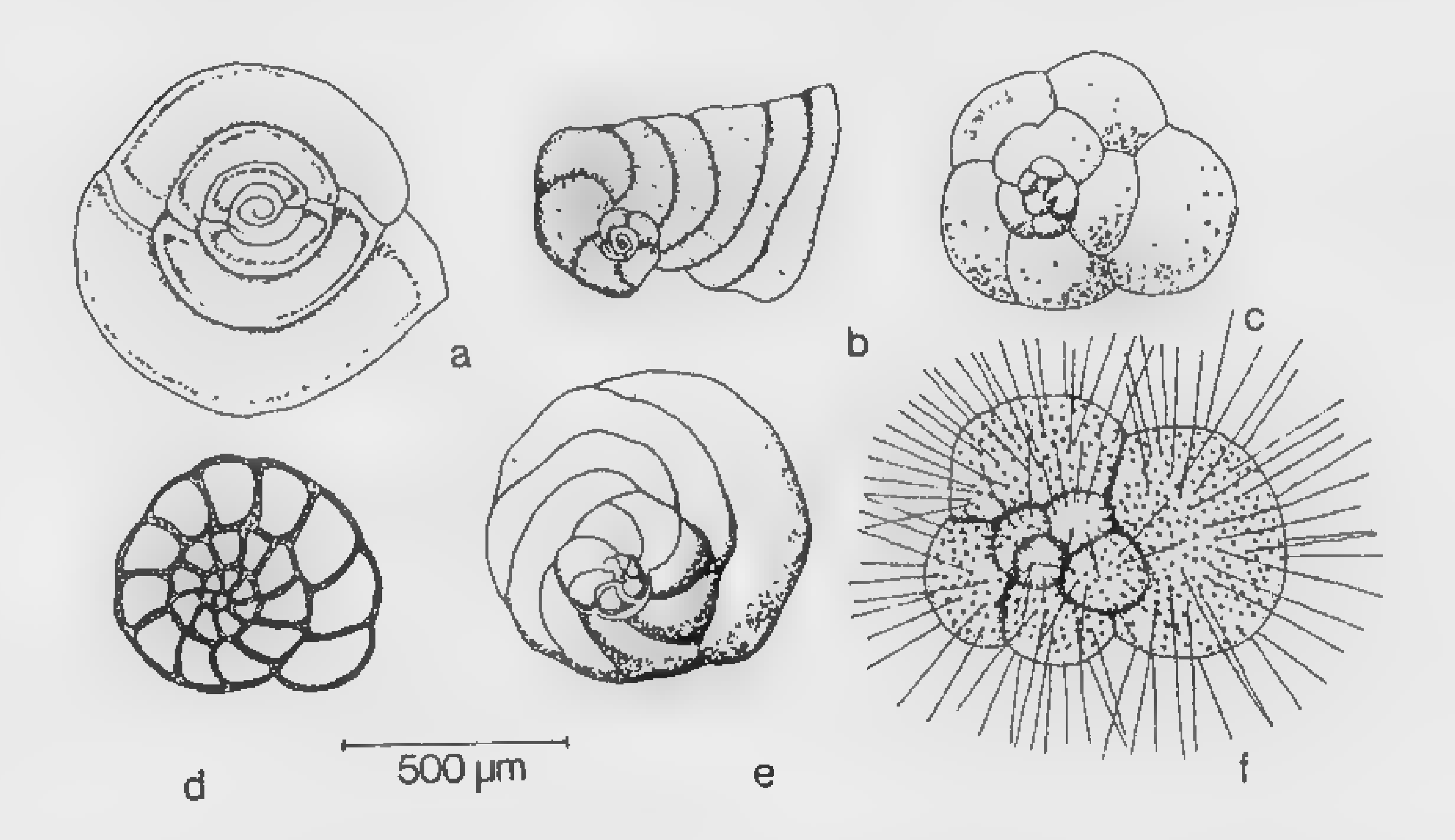


FIG. 41. **Foraminíferos.** Aumento 30×. a **Miliolínidos: a** *Spiroloculina limbata,* calcáreo, sólo arenoso externamente, imperforado. Las cámaras abarcan cada una media vuelta del caparazón. b **Peneróplidos: b** *Vertebralina striata,* calcáreo, serie de cámaras primero planoespiral, luego dispuestas linealmente, las primeras cámaras más alargadas, por lo demás como *Peneroplis.* c **Trocammínidos: c** *Trochammina inflata,* caparazón arenoso aglutinado, imperforado, cámaras alrededor de un eje central, primero en disposición troncoespiral y en formas más viejas también irregularmente. d-f **Rotálidos: d** *Rotalia beccarii,* calcáreo, perforado, trocoide al menos en el estadio joven. Abertura cerca de la periferia de la última cámara. **e** *Discorbis mediterranensis,* calcáreo, trocoespiral, con cámaras más alargadas y dirigidas centrífugamente, en lo demás parecido a *Rotalia,* perforado. **f** *Globigerina bulloides,* primero trocoespiral, más tarde también se aplana, las cámaras hinchadas como balones, muy poroso, con muchas púas finas y calcáreas para la flotación (aquí sólo dibujadas en parte), grandes aberturas para los pseudópodos en la soldadura basal de las cámaras.

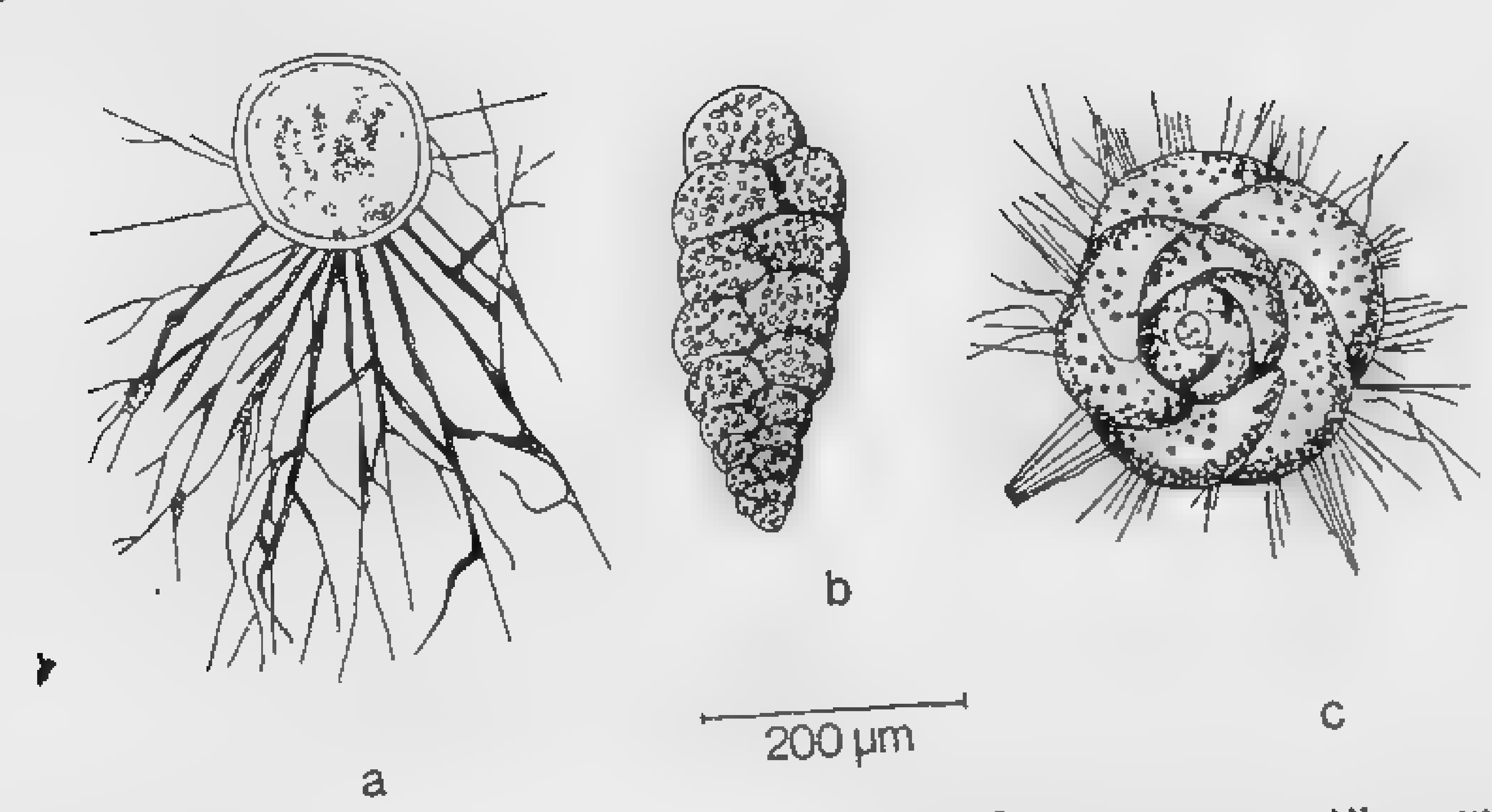


FIG. 42. **Foraminíferos.** Aumento 75 ×. a **Alogromiidos:** a *Allogromia fluviatilis*, con caparazón membranoso liso y redondo, imperforado. Citoplasma amarillento con núcleo grande y, contrariamente a los foraminíferos marinos, con muchas vacuolas contráctiles. Rizópodos que se anastomosan. Abertura redonda (aquí no es visible). En plantas en agua dulce, también en musgo y en tierra húmeda. b **Textuláridos:** b *Textularia agglutinans*, politálamo, arenoso-calcáreo, cámaras alternas en dos hileras, abertura en forma de corte en la cámara terminal, perforado. c **Rotálidos:** c *Discorbis patelliformis*, calcáreo, trocoespiral (comp. con fig. 41 e), forma microsférica, en vida tiene rizópodos, perforado.

Multiplicación y sexualidad de los rizópodos

La **multiplicación** agámica normal de los **Amebinos** es la bipartición, que, como en los flagelados, empieza con la división mitótica. Puesto que la forma de los amebinos varía constantemente, no existe ninguna división plasmática dirigida (fig. 43 a-c). Los dos núcleos hijos se distribuyen entre los dos animales hijos que se forman. Para *Pelomyxa* (véase fig. 27 a), que es plurinucleado, se describió ya la posibilidad de plasmotomía, o sea de la formación, por constricción, de amebas hijas plurinucleadas, y más adelante (fig. 116) hablaremos de las divisiones múltiples en las amebas cuando tratemos de las formaciones de quistes. La división agámica de los **Heliozoos** (fig. 43 d) transcurre igual que la de los amebinos. En las especies mononucleadas se realiza también primero la división mitótica del núcleo y, si es que hay gránulo central, también la división de éste. En las formas plurinucleadas los núcleos existentes pueden distribuirse entre los animales hijos que se van desprendiendo y luego pueden ser completados mitóticamente en el curso posterior de la plasmotomía. En la bipartición de los **Radiolarios,** después de la división del núcleo tiene lugar la división de la cápsula central (fig. 43 e). Los demás procesos pueden transcurrir de diferente manera en las diferentes especies. En las formas sencillas,

como en el caso de **Aulacantha** (fig. 34 h), con la división del plasma extracapsular son distribuidas también las espículas esqueléticas entre las células hijas que, seguidamente, completan su esqueleto. Si el esqueleto no es divisible, un animal hijo permanece en el esqueleto materno y el otro queda desnudo de momento y forma de nuevo su esqueleto. Si sólo hay división de núcleos y cápsulas se originan colonias. Tales colonias, esféricas o alargadas, a menudo constreñidas varias veces, por ejemplo las de los géneros **Collozoum** y **Sphaerozoum,** pertenecientes a los peripíleos, pueden alcanzar un tamaño de 4-6 cm. En los radiolarios, además de la bipartición se ha observado la posibilidad de la división múltiple, incluso en las especies que están capacitadas para la bipartición (fig. 43 e, f). Dentro de la cápsula central se originan en la división múltiple numerosas zoósporas de igual tamaño, que se liberan en forma de zoósporas cristalinas flageladas (fig. 43 g). En su plasma contienen 1 ó 2 cristales albuminoides alargados. Estas zoósporas recuerdan la formación de zoósporas de un dinoflagelado. Su desarrollo ulterior es todavía desconocido. Esto representa un problema todavía agravado por el hecho de que en los radiolarios viven tanto de forma intracapsular como extracapsular dinoflagelados parásitos cuyas zoósporas se consideraron como micro y macrozoósporas de los radiolarios. Y esto condujo a la suposición, todavía no demostrada, de que existe sexualidad en los radiolarios.

La bipartición de los **Testáceos** no empieza con la división del núcleo, sino con la formación de un segundo cuerpo celular. Para ello hay tres posibilidades. En los caparazones estrechamente ajustados al cuerpo, y blandos, se realiza una división del plasma y del caparazón en dirección longitudinal (fig. 43 h, i). Sólo después de esto se inicia la mitosis del núcleo y la distribución de los núcleos hijos. Los caparazones reforzados, que ya no pueden dividirse, por ejemplo el caso de *Euglypha* (fig. 43 k-m), el proceso de división empieza con la formación de plaquitas calcáreas en el plasma, cerca del núcleo (fig. 43 k). Las plaquitas, que sirven para el refuerzo del caparazón, emigran hacia la periferia del plasma que se desprende para la formación de una nueva célula (fig. 43 l). Sólo en este momento el núcleo se dispone para la división. La figura 43 m muestra a las dos células hijas poco antes de la bipartición definitiva. Una tercera posibilidad en la formación del caparazón, que se presenta por ejemplo en el género *Pyxidicula,* consiste en que la formación del caparazón no se inicia hasta que el plasma ha alcanzado el tamaño definitivo de la nueva célula. En las especies plurinucleares de *Arcella* puede haber también una distribución de los núcleos antes del final de la mitosis, es decir, puede producirse una plasmotomía.

La multiplicación agámica de los **Foraminíferos** está en relación cíclica con la gamogonia y debe describirse juntamente con ella. Con el desarrollo de los foraminíferos politálamos va ligada la for-

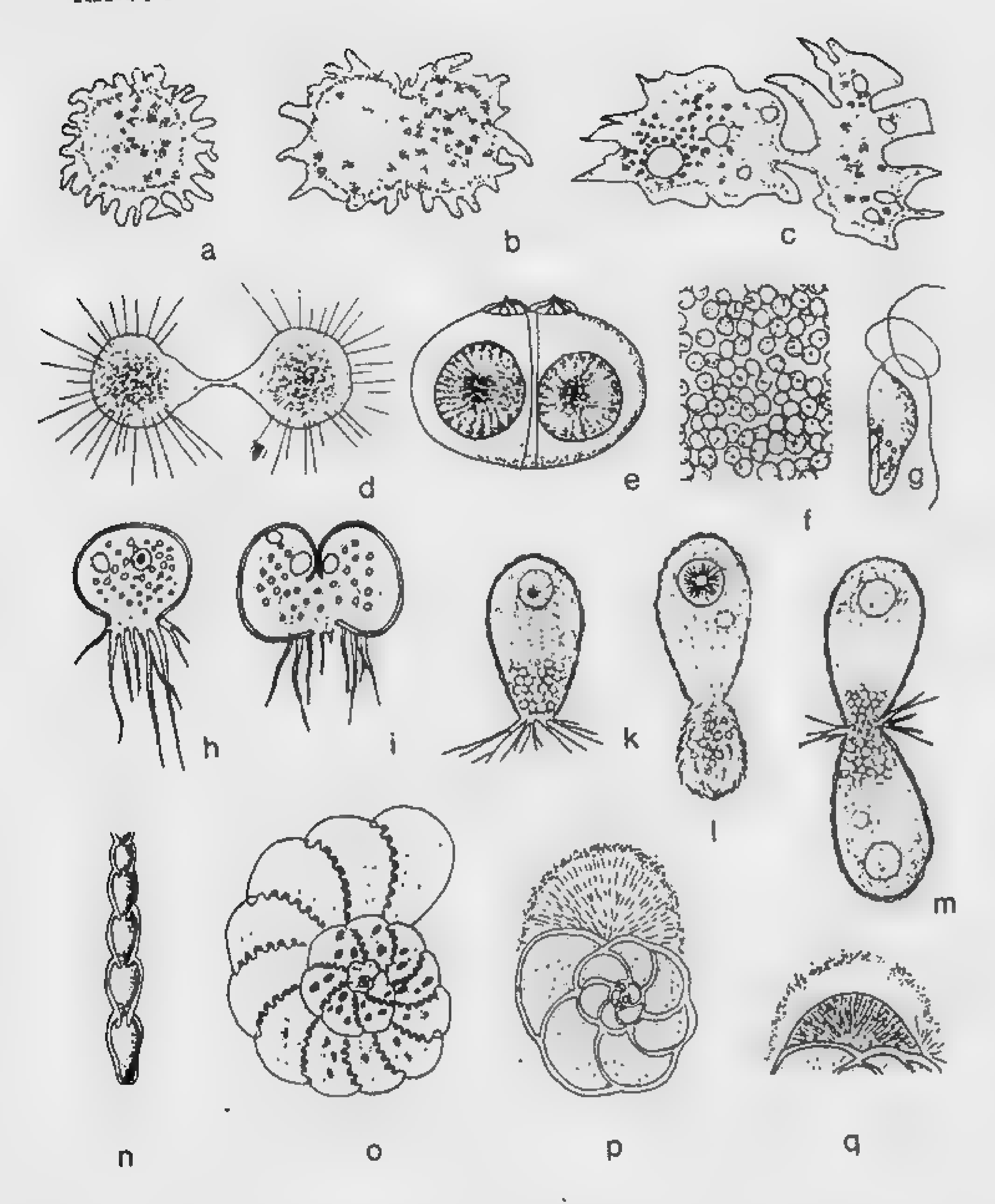


FIG. 43. **División y crecimiento de los rizópodos.** a-c **Amebinos:** *Mayorella vespertilio* (fig. 27 c), **a** estado de reposo antes de la división, **b** se inicia la división del plasma, **c** última fase de la bipartición. **d Heliozoos:** *Actinosphaerium arachnoideum* (véase también fig. 32 a), última fase de la bipartición. e-g **Radiolarios:** e-f *Aulacantha scolymantha* (fig. 33 h), **e** bipartición de la cápsula central, **f** representación parcial del interior de una cápsula central con formación de zoósporas cristalinas. **g** *Collozoum fulvum*, zoósporas cristalinas, h-m **Testáceos:** h-i *Cochliopodium pellucidum* (véase también fig. 38 b), **h** estado de reposo, **i** bipartición con división del caparazón. k-m *Euglypha alveolata* (fig. 36 h), **k** estadio de reposo con plaquitas de reserva para la formación del caparazón en el plasma, junto al núcleo, **l** formación de una yema plasmática con deposición periférica de plaquitas de reserva, **m** dos animales hijos con caparazón ya terminado, justo antes de terminar la bipartición. n-q **Foraminíferos:** n-o representaciones de forámenes. **n** *Nodulina (Reophax) nodulosa* (fig. 39 c) con sólo una abertura entre las cámaras, **o** cuerpo blando de la forma microsférica de *Elphidium crispum (Polystomella crispa)* descalcificado y teñido, con representación de los numerosos puentes plasmáticos entre las cámaras (véase también fig. 44 r, s). p-q *Discorbis bertheloti*, forma-

mación de nuevas cámaras que están comunicadas entre sí por aberturas para el paso del plasma (forámenes). En *Nodulina* siempre hay sólo una abertura en el tabique de la cámara (fig. 43 n). En cambio, como se ve en la figura 43 o, en el ejemplo de *Elphidium crispum*, entre las cámaras existen numerosos puentes plasmáticos que se hacen bien visibles mediante tinción después de la descomposición del caparazón calcáreo. La formación de una nueva cámara se representa en la figura 43 p y q, tomando como ejemplo *Discorbis bertheloti*. El foraminífero, fijo en el fondo, forma una pared a base de detritos en la periferia de sus pseudópodos (fig. 43 p). Dentro de esta pared, y gracias al plasma saliente, se forma, como en los testáceos, el nuevo tamaño del caparazón. Tras la excreción de la sustancia orgánica fundamental se realiza la calcificación de la pared de la cámara (fig. 43 q).

La sexualidad en los **Amebinos** sólo ha sido comprobada con certeza para *Sappinia diploidea* (fig. 44 a-e). La ameba, que normalmente es binucleada, juntamente con una segunda ameba forma un quiste de protección conjunto; entonces cada ameba realiza la fusión de sus dos núcleos. Éste es el verdadero proceso sexual, la copulación (fig. 44 b, c). Sólo después de la formación del sincarion se fusionan las amebas, que ahora son diploides (fig. 44 d). Este proceso no es una copulación, sino una **plasmogamia.** Con el inicio de una mitosis **(meiosis),** que va ligada a una reducción de cromosomas, en la ameba vegetativa normal que así se forma se originan dos núcleos gaméticos (fig. 44 e, a). La binuclearidad de las amebas se basa pues en un retraso en la formación del sincarion.

En los **Heliozoos** sólo se ha comprobado que existe sexualidad en *Actinophrys sol* (fig. 33 a) y en *Actinosphaerium eichhorni* (figura 32 a). En *Actinophrys sol* hay en primer lugar una fusión de los axópodos (fig. 44 f) y la formación de una envoltura gelatinosa. Con la división del plasma y del núcleo se originan dentro de esta envoltura dos células hermanas que, mediante meiosis consecutivas se convierten en células gaméticas (fig. 44 g, h). Con la copulación de estas dos células hermanas **(paidogamia)** se forma el zigoto (figura 44 i), del cual, tras un largo estado de reposo, se origina de nuevo la forma diploide vegetativa. El proceso sexual se realiza esencialmente igual en *Actinosphaerium eichhorni*, pero los procesos preliminares son más complicados. De los muchos núcleos que posee esta especie, la mayoría se pierden. Los que permanecen se rodean de protoplasma y forman varios animales hijos unicelulares cuya paidogamia transcurre luego como en *Actinophrys sol*. Mediante divisiones nucleares sucesivas se restablece finalmente el estado multinuclear.

ción de una nueva cámara, **p** formación de la pared con detritos mediante los rizópodos, **q** formación de la base orgánica de la nueva pared de la cámara y subsiguiente deposición de calcio dentro de esta zona.

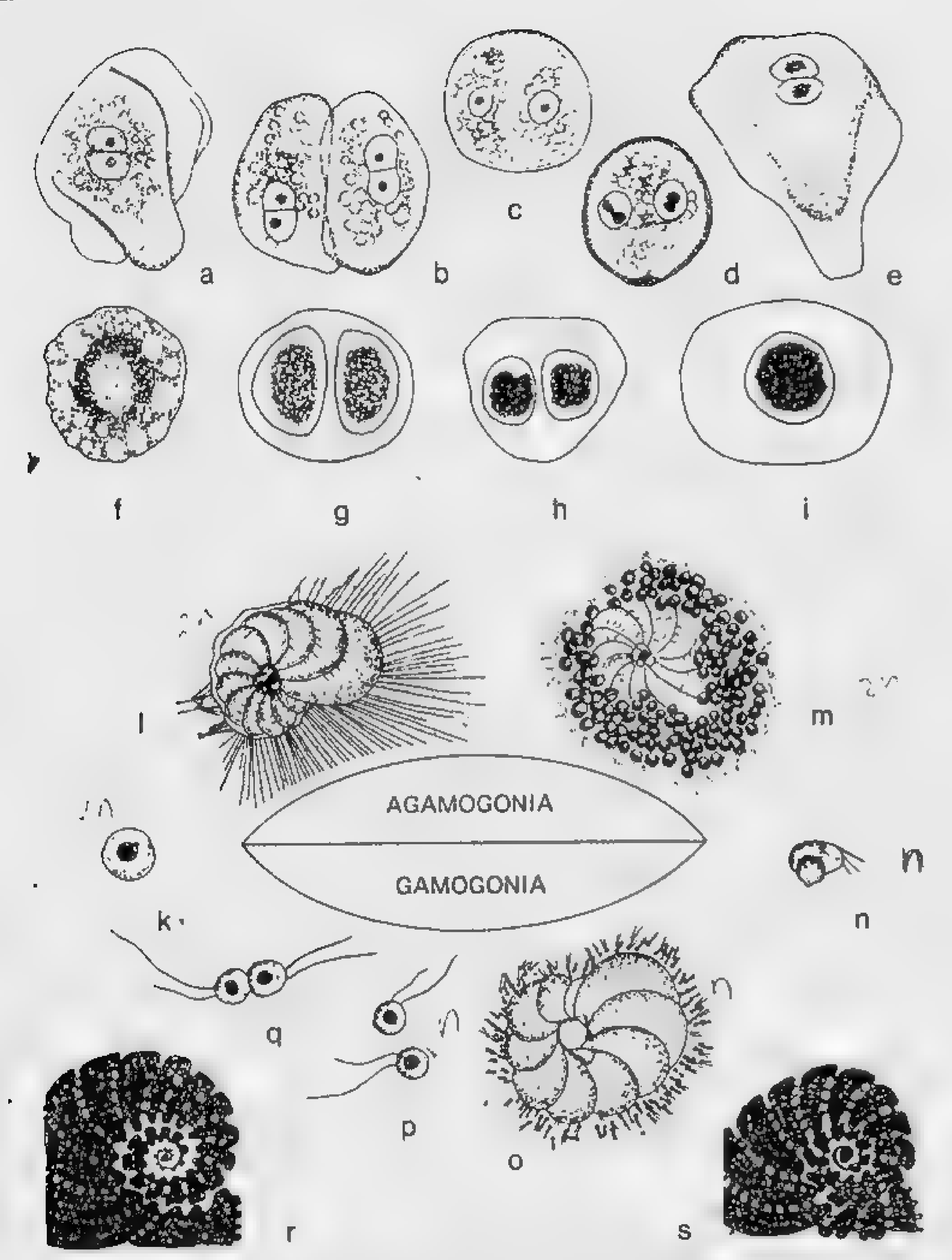


FIG. 44. **Sexualidad en los rizópodos.** a-e **Amebinos:** *Sappinia diploidea* (figura 28 b), **a** estadio vegetativo normal con 2 núcleos gaméticos, **b** enquistamiento de una pareja de amebas, **c** fusión de los núcleos gaméticos en cada copulante, **d** fusión del plasma de las amebas (**plasmogamia**) con inicio de la división de reducción de los núcleos (**meiosis**), e de nuevo estadio de ameba libre con 2 núcleos gaméticos. f-i **Heliozoos:** *Actinophrys sol* (fig. 33 a), **f** nueva formación de los axópodos, **g** división en dos animales hijos, **h** los gametos formados, **i** zigoto (observado en vida). k-s Foraminíferos: ciclo de desarrollo de *Elphidium crispum (Polystomella crispa)*, **k** joven agamonte, **l** agamonte adulto con rizópodos, **m** embriones (agametos) liberándose = jóvenes gamontes, **n** se inicia el crecimiento de los gamontes, **o** desprendimiento de los gametos flagelados, **p** gametos libres (más aumentados), **q** copulación de los gametos (isogamia), **k** zigoto = joven agamonte. r-s *Peneroplis pertusus* (fig. 40 b), representación parcial de los foraminíferos descalcificados, **r** agamonte = forma **microsférica**, **s** gamonte = forma macrosférica.

La sexualidad de los **Radiolarios** no está demostrada, después que se pudo probar que las diversas zoósporas se originan de los dinoflagelados parásitos de los radiolarios. Tampoco de los **Testáceos** se han podido probar hasta ahora procesos sexuales. Por el contrario, en los **Foraminíferos** se produce una **alternancia de generaciones** regular y cíclica entre una fase de desarrollo sexual y una fase asexual, es decir, una **gamogonia** y una **agamogonia**. La figura 44 k-q muestra esta alternancia en el ejemplo de *Elphidium crispum (Polystomella crispa)*. El joven agamonte mononuclear (figura 44 k), que se origina de la copulación de dos gametos, se convierte en la cámara central del **agamonte** adulto, politálamo (l), en cuyo plasma, y mediante división agámica múltiple, se originan numerosos núcleos que se liberan (fig. 44 m) como embriones (**agametos**) monotálamos rodeados de protoplasma y de un caparazón. Estos embriones formados agámicamente se convierten, mediante aumento del número de cámaras (n), en **gamontes** adultos, es decir, en células madres de gametos. En los gamontes adultos se forman nuevamente numerosos núcleos mediante división múltiple, los cuales, provistos de plasma y de flagelos, se liberan como gametos (figura 44 o, p). Mediante su copulación (q) se forma el zigoto (k), el cual, como cámara central, se desarrolla de nuevo en un agamonte, es decir, en célula madre de los embriones que se forman agámicamente (agametos); hay también un aumento del número de cámaras. La cámara central del agamonte, que surge de la copulación de los gametos libres, es más pequeña que el caparazón de los agametos que se forman agámicamente y que se convierten en la cámara central de los gamontes. Por ello los agamontes pueden distinguirse morfológicamente, como foraminíferos **microsféricos**, de los gamontes **macrosféricos** (fig. 44 r, s). Sin embargo, a menudo pueden presentarse además diferencias en la elección del hábitat en la fase de la gamogonia y de la agamogonia; pueden ser habitantes del suelo o pelágicos, en algas.

El ciclo de los foraminíferos puede presentar interesantes variantes desde el punto de vista biológico. Frente al ejemplo de *Elphidium crispum*, el proceso evolutivo de *Glabratella sulcata* (fig. 45 a-i) ofrece dos importantes cambios. El joven agamonte (fig. 45 a) se convierte, como en *Elphidium*, en un agamonte adulto politálamo (b), pero en él se presenta un **dualismo** nuclear. El agamonte adulto posee, repartidos en diferentes cámaras, 3 macronúcleos y 9 micronúcleos. Cuando se inicia la multiplicación nuclear, ligada a la meiosis, para la formación de los agametos (c), se multiplican sólo los micronúcleos generativos, mientras que los 3 macronúcleos somáticos degeneran. Cuando se han formado los embriones en el interior de los agamontes, se liberan como jóvenes gamontes (e). El gamonte adulto (f) es mononuclear. Antes de que empiece la división nuclear para la formación de gametos se produce una reunión, por parejas, de los gamontes (g). Esta forma de gamogonia, o **gamontogamia,**

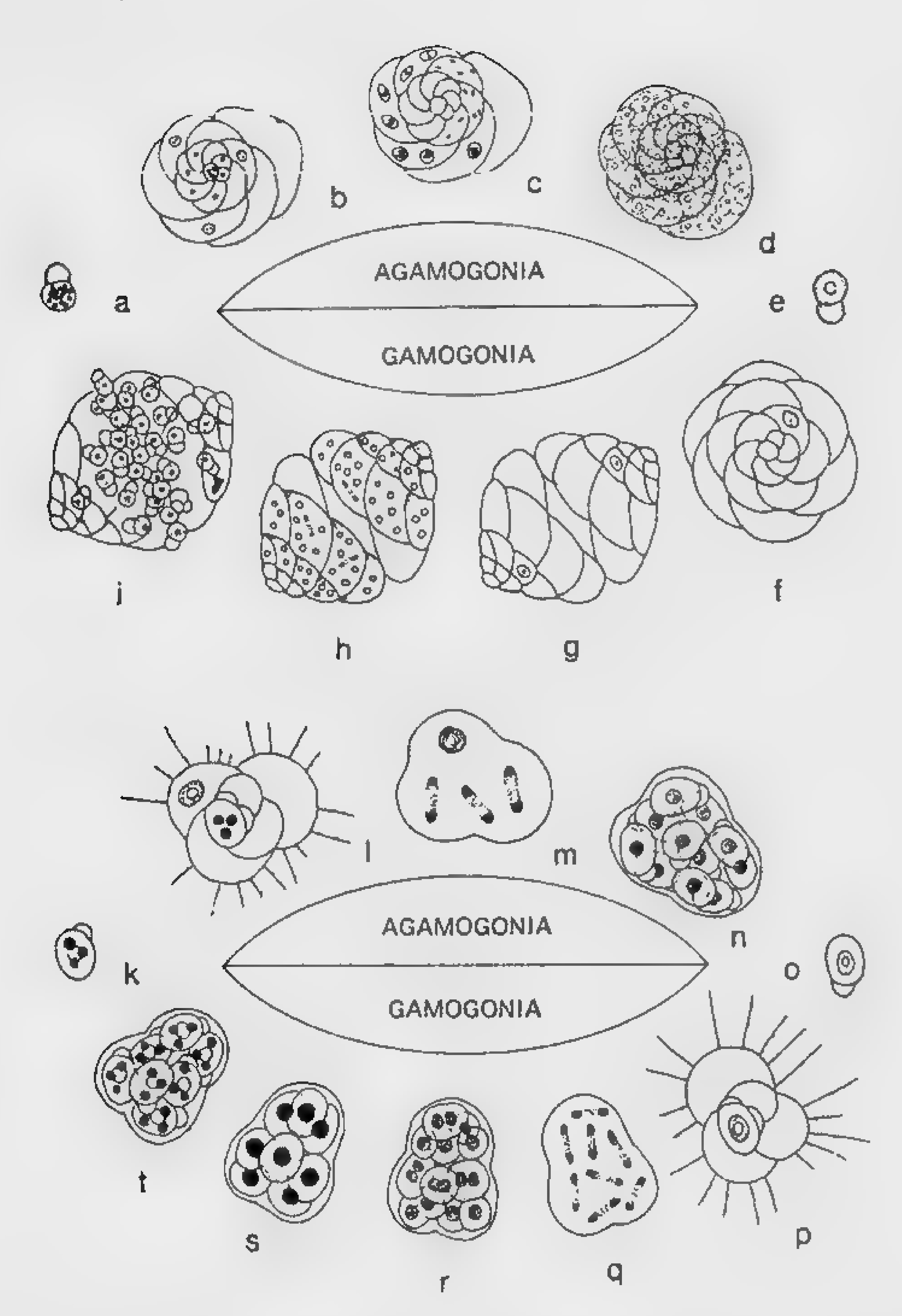


FIG. 45. **Sexualidad en los rizópodos:** desarrollo de los foraminíferos. a-i *Glabratella sulcata*, **a** joven agamonte, **b** agamonte adulto con 9 micronúcleos y 3 macronúcleos, **c** empieza la división de los micronúcleos (meiosis), **d** agamonte con numerosos agametos, **e** agameto libre = joven gamonte, **f** gamonte adulto, **g** unión de dos gamontes **(formación de la sicigia)**, **h** empieza la formación de los núcleos gaméticos, **i** liberación de los zigotos, **a** zigoto libre = joven agamonte. k-t *Rotaliella heterocaryotica*, **k** joven agamonte con 3 micronúcleos y 1 macronúcleo, **l** agamonte adulto (3 micronúcleos, 1 macronúcleo), **m** empieza la división de los micronúcleos (meiosis), **n** agamonte con agametos, **o** agameto libre = joven gamonte, **p** gamonte adulto, **q** gamonte con inicio de la formación de los núcleos gaméticos, **r** copulación de los gametos **(autogamia)**, **s** gamonte con zigotos, **t** gamonte con jóvenes agamontes, cada uno con 3 micronúcleos y 1 macronúcleo, **k** joven agamonte libre.

se distingue de la **gametogamia,** en la que son los gametos los que buscan su pareja sexual. No obstante, secundariamente también en la gamontogamia tiene lugar una gametogamia, pues después que en cada gamonte, separadamente, se han formado numerosos gametos (h), cesa la división plasmática de los gamontes que intervienen y los gametos buscan su pareja sexual dentro de la delimitación externa común de los dos foraminíferos y realizan la copulación. Los zigotos así formados (i) se liberan como jóvenes agamontes (a), con lo cual se inicia de nuevo la agamogonia.

Otra variación se observa en el ejemplo de *Rotaliella heterocaryotica* (fig. 45 k-t). En el joven agamonte (k) se muestra ya muy pronto un dualismo nuclear; en este caso se forman tres micronúcleos y un macronúcleo. En el agamonte adulto (l) el macronúcleo somático se encuentra en una cámara exterior y los tres micronúcleos generativos se encuentran en la cámara central. De nuevo en las divisiones mitóticas sucesivas, ligadas a la meiosis, se desintegra el macronúcleo (m). Cuando se han formado los agametos mononucleares y haploides así originados (n), se liberan como jóvenes gamontes (o) y se desarrollan en gamontes adultos que continúan siendo mononucleares (p). Mediante divisiones mitóticas (q) se forman gametos mononucleares que copulan con gametos del mismo gamonte (r), formándose así zigotos que son también mononucleares pero que son diploides (s). Esta forma de copulación se denomina **copulación autógama.** La gamogonia se convierte aquí en **autogamia.** Mediante divisiones nucleares pronto empieza en los zigotos el dualismo nuclear (t), de manera que los jóvenes agamontes que se liberan (k) ya poseen tres micronúcleos y un macronúcleo.

Los ejemplos anteriores muestran que los foraminíferos son, entre los rizópodos, un grupo de protozoos con tendencias evolutivas especiales, del mismo modo que los dinoflagelados lo son entre los mastigóforos, de los cuales posiblemente se derivan los foraminíferos filogenéticamente. Por ejemplo, las posibilidades existentes en los coccidínidos (fig. 25 a-i) de formar agametos o gametos mediante esquizogonia, se suceden en los foraminíferos en un cambio continuo. Contrariamente al desarrollo de los flagelados, así como al de los demás rizópodos, para los cuales, según la figura esquemática 24 l la agamogonia y la gamogonia son dos ciclos de desarrollo separados, y en el que predomina el ciclo de la agamogonia y para muchas especies es incluso la única forma de multiplicación, siendo la gamogonia sólo eventual, en los foraminíferos, como muestran las figuras 44 y 45, constituyen un ciclo conjunto y único. En una secuencia obligada, la agamogonia y la gamogonia constituyen un ciclo con **alternancia de generaciones.** Ciclos correspondientes caracterizan asimismo, con diversas variantes, el desarrollo de muchos esporozoos, mientras que el dualismo nuclear de algunos foraminíferos ha experimentado un mayor desarrollo en los ciliados.

Para la sistemática de los ciliados es de gran importancia el hecho

de si hay o no dualismo nuclear. Pero en los foraminíferos nuestros conocimientos acerca de la presencia de dualismo nuclear no son suficientes para tenerlos en cuenta en la sistemática. Tampoco ha podido ser tenida en cuenta, en los foraminíferos, la clase de gamogonia, es decir, si se trata de una gametogamia o de una gamontogamia, distinción que ha alcanzado gran importancia para la sistemática de los esporozoos.

Clase 3: Esporozoos (Leuckart 1879)

Sistemática y ciclos de desarrollo de los esporozoos

Todos los esporozoos son parásitos con formación de esporas. Las esporas, rodeadas por una envoltura rígida, sirven para la transmisión de la infección. Su formación se realiza de diferentes maneras en las diversas subclases. En los telosporidios se forman por lo general varias esporas dentro de un oocisto. Sin embargo, existen también géneros con una sola espora, por ejemplo los coccidios *Caryospora, Lankesterella* y *Mantonella,* o bien el oocisto, al faltar una envoltura adicional de la espora, se convierte en una espora, como ocurre en *Haemogregarina stepanowi* (fig. 55), *Pfeifferinella, Schellackia* y *Crytosporidium.* Esto es también válido para los hemosporidios, que se transmiten a través de huéspedes intermediarios (figs. 59, 60).

Subclase 1: Telosporidios (Schaudinn 1900)

En los telosporidios la formación de esporas se produce al final del desarrollo individual. Al igual que los foraminíferos, los telosporidios tienen alternancia de generaciones, con agamogonia y gamogonia en una secuencia cíclica; el zigoto originado de la copulación de dos gametos conduce a la formación de esporas. Los gérmenes que se forman agámicamente dentro de la espora son los esporozoitos. El desarrollo de las esporas se denomina **esporogonia.** Los esporozoitos pueden desarrollarse primero en esquizontes multinucleares y mediante desintegración en merozoitos mononucleares ayudar a la extensión de la infección en el huésped atacado, o bien se desarrollan directamente en gamontes. Las diferencias en el desarrollo de los gamontes causan la distinción de los órdenes **Gregarínidos** y **Coccidios.**

Orden 1: Gregarínidos (Lankester 1866), figs. 46-52

Las gregarinas son parásitos del intestino o de la cavidad del cuerpo de animales invertebrados, especialmente anélidos y artrópodos. Viven extracelularmente, o bien, en el estadio joven, también en parte intracelularmente, y en el estadio de madurez alcanzan a menudo un considerable tamaño y forma propia bien definida (figuras 47, 49, 50, 52). Deben su nombre al hecho de que se presentan en grandes grupos en el huésped infectado (gregario = que vive en rebaños) y en su agrupación en la gamontogamia. Las **Eugregarinas** se diferencian de las **Esquizogregarinas** por una agamogonia sólo en forma de esporogonia, sin esquizogonia subsiguiente.

Suborden 1: Eugregarínidos. En las eugregarinas, o gregarinas «verdaderas», los esporozoitos se desarrollan, sin esquizogonia, directamente en grandes gamontes cuyo cuerpo celular está segmentado o no, lo cual motiva la diferenciación de las familias **Monocístidos** (= **Acefalinos**) y **Policístidos** (= **Cefalinos**). El ciclo de desarrollo de las eugregarinas se representa en la figura 46 en el ejemplo del monocístido *Lankesteria culicis,* del intestino del mosquito *Aedes aegypti.* En esta figura se ve la entrada del esporozoito en el epitelio intestinal de una larva de mosquito y el crecimiento del gamonte, el cual, como adulto, está libre en el lumen del intestino (k).

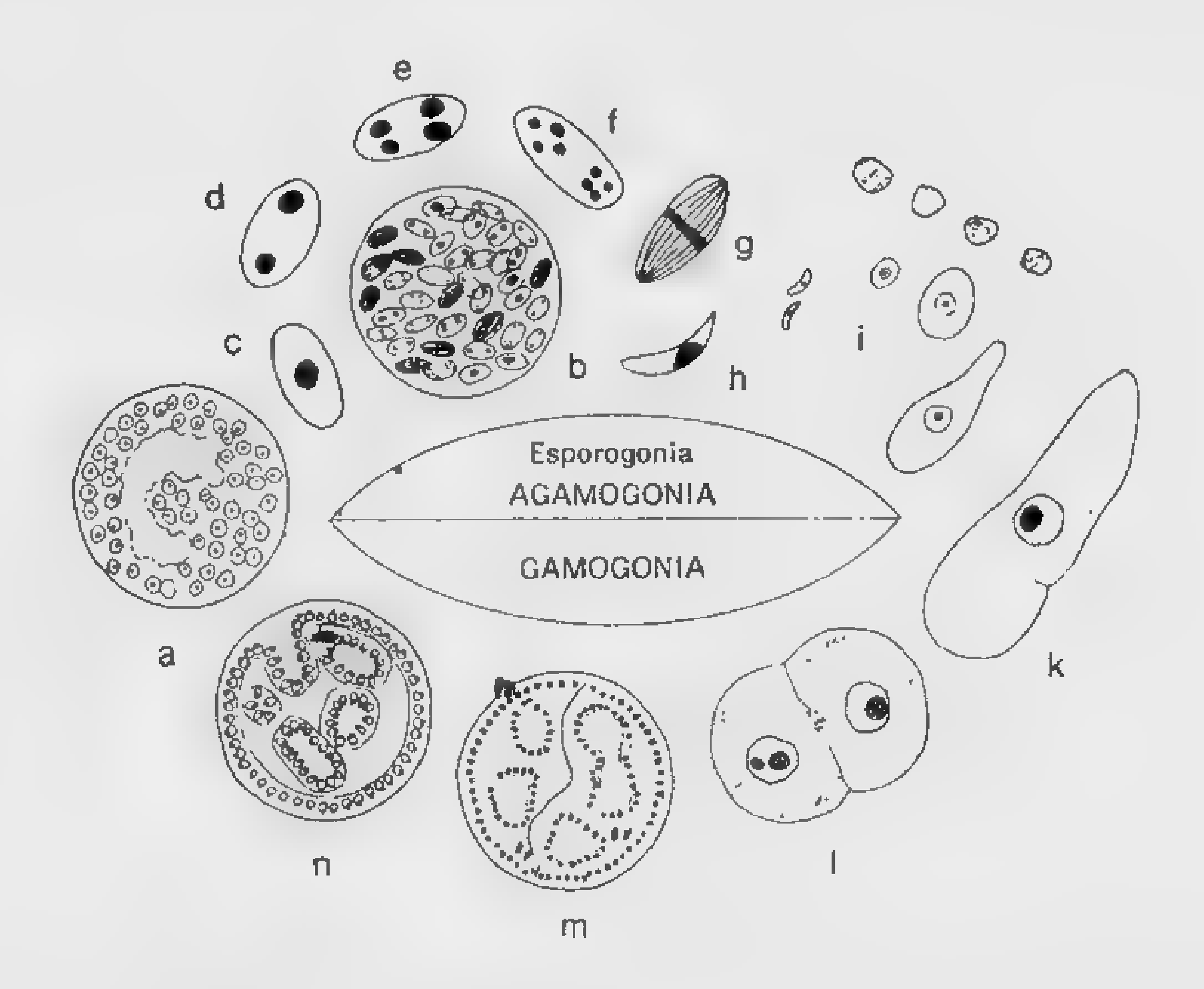


FIG. 46. **Eugregarínidos:** ciclo de *Lankesteria culicis.* Aclaraciones en el texto.

La subsiguiente gamogonia transcurre como una gamontogamia; los gamontes se unen por parejas formando una sicigia y cuando la larva se convierte en pupa se enquistan conjuntamente (l) en los conductos de Malpighi. Mediante esquizogonia se forman periféricamente en cada gamonte numerosos núcleos gaméticos (m) que, mediante disolución de la separación de los gamontes, forman los gametos (n). Estos gametos copulan por parejas y así se originan dentro del quiste común numerosos zigotos, las jóvenes esporas (a). En el transcurso de la siguiente esporogonia, las esporas, que al principio son mononucleares, se convierten en esporas con 8 núcleos (b-f) por una multiplicación nuclear agámica. Cada uno de los 8 núcleos forma un esporozoito (g, h); cuando una larva de mosquito come la espora, el esporozoito infecta de nuevo el epitelio intestinal (i).

Los **Monocístidos** son principalmente parásitos de la cavidad del cuerpo y de la vesícula seminal de los oligoquetos, por ejemplo en la vesícula seminal de la lombriz de tierra (fig. 47 a, d, e). Aquí se desarrollan primero y luego quedan libres al desintegrarse la célula del huésped. En cambio, *Enterocystis ensis* (fig. 47 b) vive en el

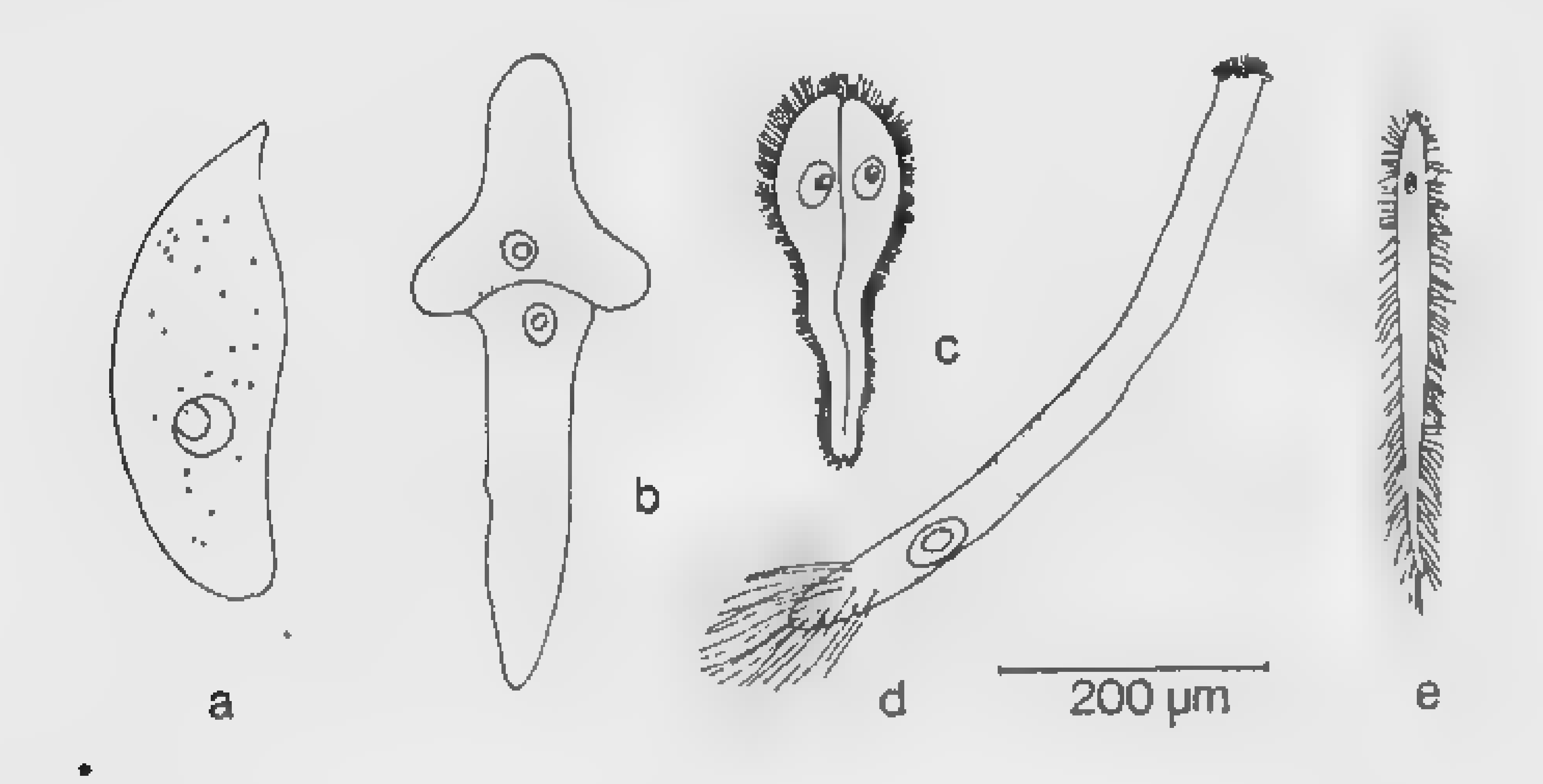


Fig. 47. Eugregarínidos, Monocístidos. Aumento 75 ×. **a** *Monocystis rostrata*, de la lombriz de tierra *Lumbricus terrestris*. **b** *Enterocystis ensis* (sicigia), de la efímera *Caenis* sp. **c** *Urospora chiridotae* (sicigia), de la holoturia *Chiridota laevis*, **d** *Nematocystis vermicularis*, de *Lumbricus terrestris*. **e** *Rhynchocystis pilosa*, de *Lumbricus terrestris*.

intestino de las larvas de efímera del género *Caenis*, y *Urospora chirodotae* (fig. 47 c) vive en los vasos sanguíneos de la holoturia *Chirodota laevis*. En algunas especies (véase fig. 47 c-e), la superficie del cuerpo está total o parcialmente cubierta con apéndices filamentosos autógenos. Los gamontes forman a veces una sicigia (fig. 47 b, c) ya muy pronto, antes del enquistamiento conjunto.

Esencialmente, el ciclo de desarrollo de los **Policístidos**, que son

casi exclusivamente parásitos de los artrópodos, concuerda con el de los monocístidos, pero el gamonte que crece del esporozoito está al principio constituido por tres segmentos, como puede verse en el ejemplo de *Gregarina cuneata*, del intestino del gusano de la harina (fig. 48 a-d). Los segmentos se denominan, de delante hacia atrás, epimerito, protomerito y deutomerito. El núcleo se encuentra siempre en el deutomerito. El epimerito sirve para la fijación del gamonte en desarrollo, o sea que es un orgánulo de fijación; puede variar mucho en cuanto a su forma en las diferentes especies de gregarinas (fig. 48 e-m). En un estadio posterior el epimerito se desprende, de forma que las gregarinas tienen sólo dos segmentos, el protomerito y el deutomerito (fig. 49 a-d). También en los policístidos se produce la formación de una sicigia ya antes del enquistamiento conjunto, en el sentido de una gamontogamia (figs. 48 n, 49 e), de manera que los dos miembros de la pareja son conjuntamente móviles; el anterior se llama primito y el posterior satélite.

El ejemplo de *Gregarina ovata* (fig. 48 n-q), del intestino de la tijereta *Forficula auricularia*, muestra el desarrollo ulterior de la gamogonia, el enquistamiento (o) y la formación de los gametos en la periferia (p), los cuales, cuando copulan entre sí, forman dentro del

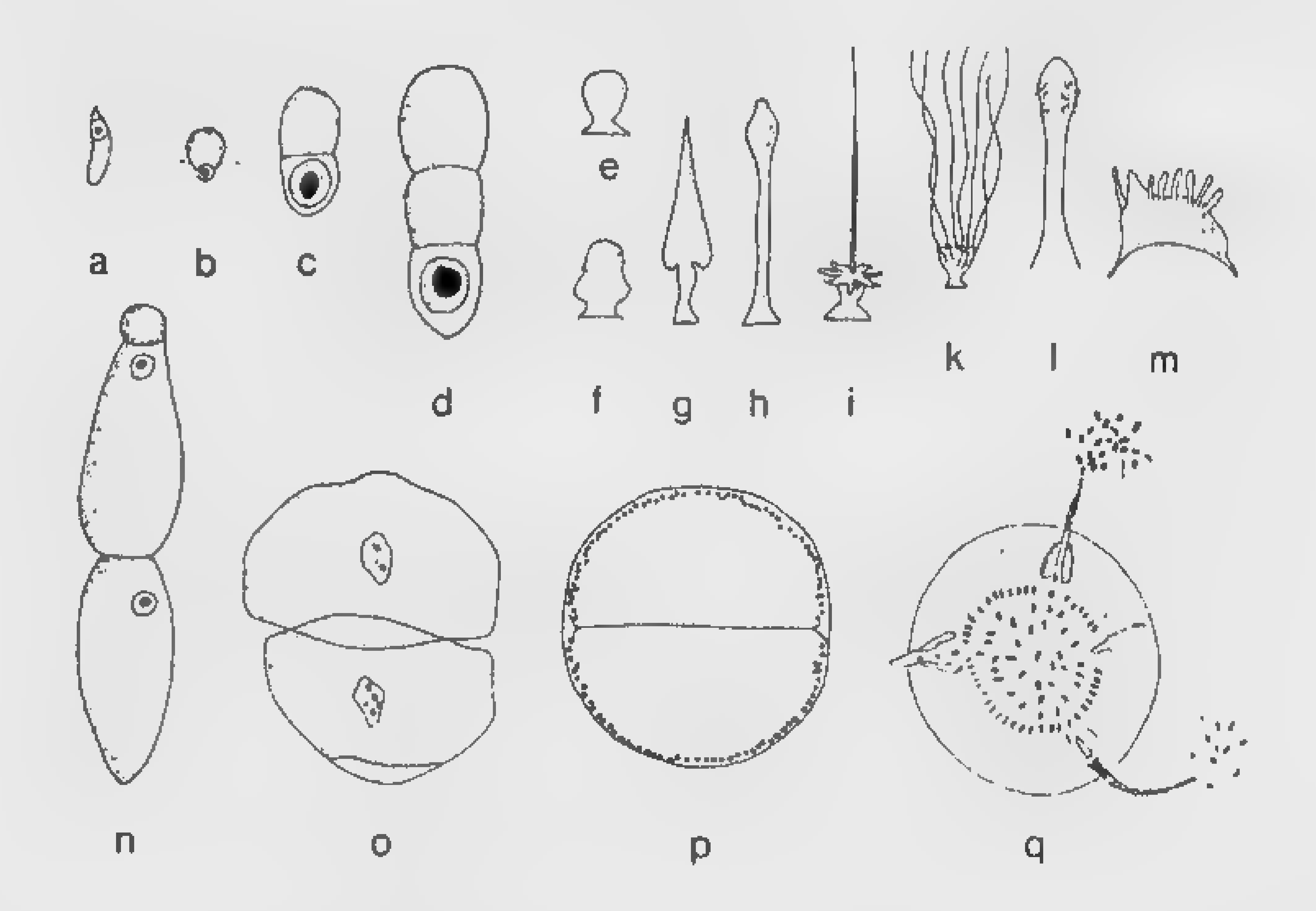


Fig. 48. Eugregarínidos, Policístidos. a-d Estadios jóvenes de *Gregarina cuneata*, del gusano de la harina (larvas de *Tenebrio molitor*). e-m Epimeritos de: **e** *Gregarina longa*, **f** *Sycia inopinata*, **g** *Pileocephalus heeri*, **h** *Stylocephalus longicollis*, **i** *Beloides firmus*, **k** *Cometoides crinitus*, **l** *Gemorhynchus monnieri*, **m** *Echinomera hispida*. n-q Gamogonia de *Gregarina ovata*, de la tijereta *Forficula auricularia*, **n** sicigia, **o** empieza el enquistamiento, **p** formación periférica de gametos, **q** esporangio con expulsión de las esporas a través de los esporoductos.

quiste común los zigotos, o sea las jóvenes esporas (q). El quiste que contiene las esporas se denomina esporangio. Las esporas salen al exterior a través de estructuras tubuliformes, los esporoductos, que se evaginan en la maduración. La estructura de los esporangios con los esporoductos recuerda las estructuras de algunos dinoflagelados (figs. 25 c, g). Un objeto de experimentación para los policístidos fácilmente asequible es el gusano de la harina, la larva del escarabajo de la harina *Tenebrio molitor*. En el intestino del gusano de la harina pueden encontrarse cuatro especies (fig. 49 a-e): *Gregarina polymorpha* (a), *G. cuneata* (b, e), *G. steini* (c) y *Steinina ovalis* (d). Las diferencias en la forma de los policístidos pueden observarse en las figuras 49 f y 50 a-e, en las cuales está representado el epimerito, que luego se desprende.

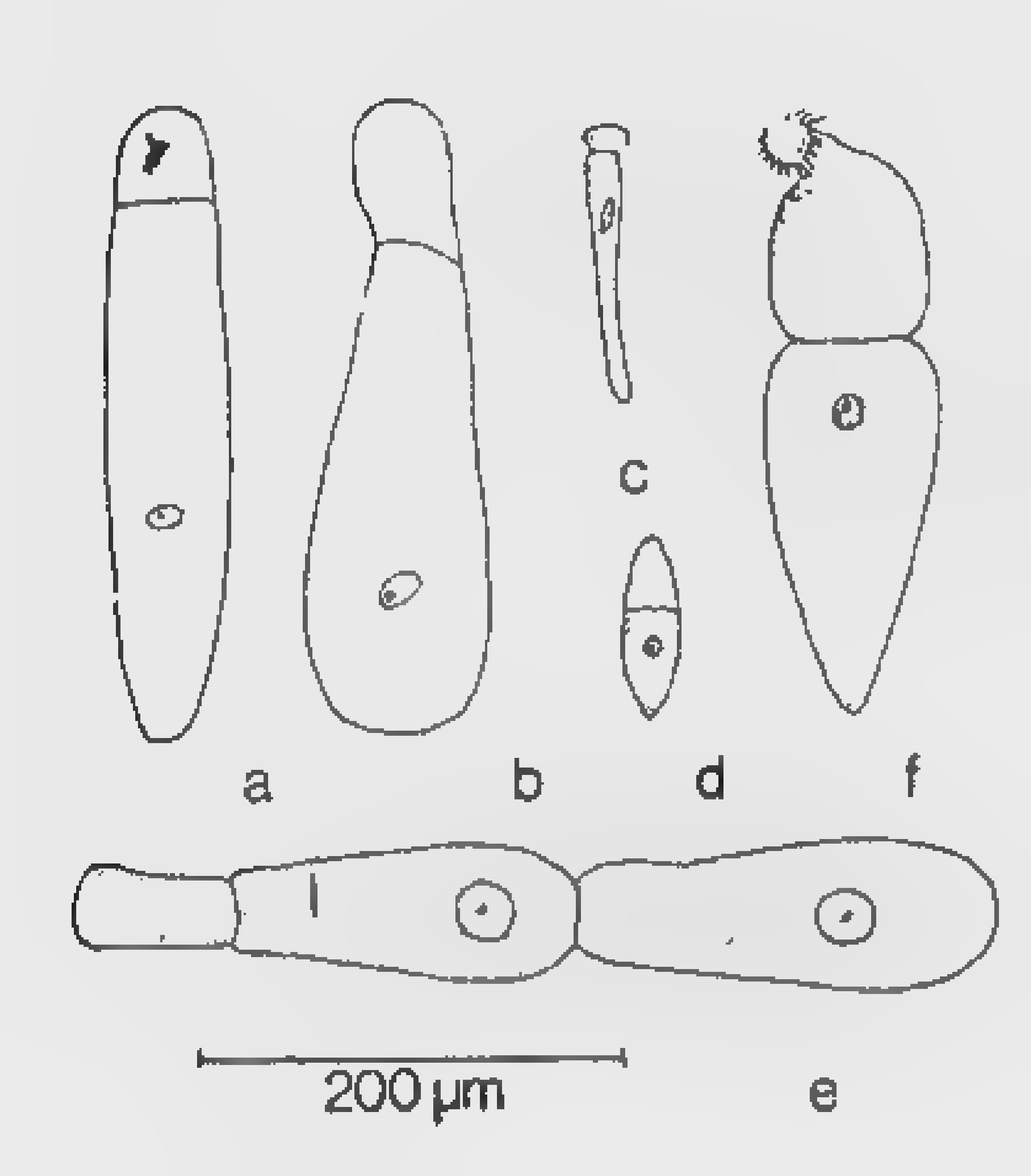


FIG. 49. **Eugregarínidos, Policístidos.** Aumento 100 ×. a-e Gregarinas del gusano de la harina *(Tenebrio molitor)*: **a** *Gregarina polymorpha*, **b** *G. cuneata*, **c** *G. steini*, **d** *Steinina ovalis*, **e** sicigia de *G. cuneata*, **f** *Actinocephalus dujardini* (con epimerito), del milpiés *Lithobius forficatus*.

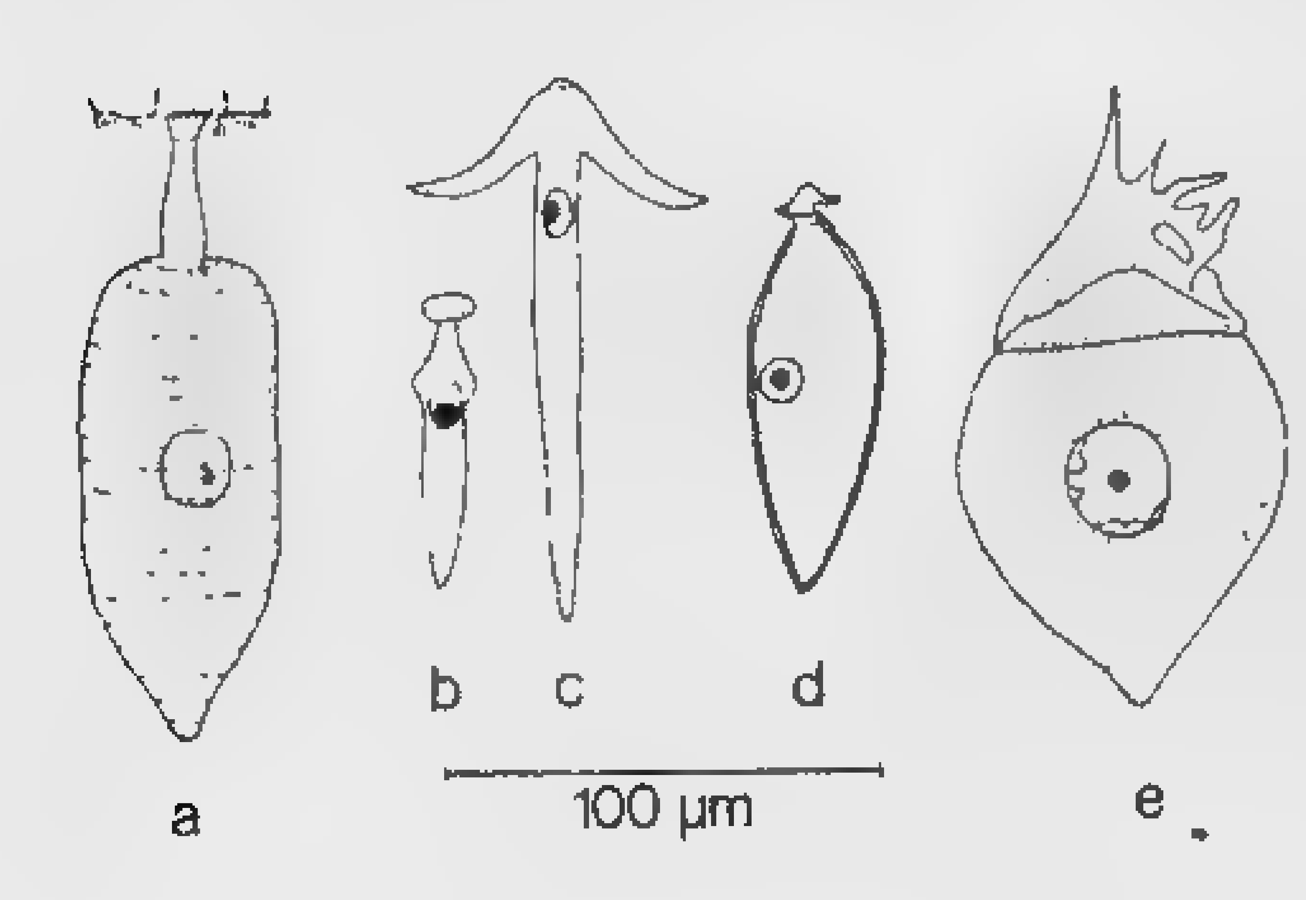


FIG. 50. **Eugregarínidos, Policístidos.** Aumento 200 ×. **a** *Lecythion thalassemae* (con epimerito), del equiuroideo *Thalassema neptuni*, **b-c** *Ancora sagittata*, del poliqueto *Capitella capitata* (**b** forma juvenil con epimerito), **d** *Polyrhabdina spionis* (con epimerito), del poliqueto *Scololepsis fuliginosa*, **e** *Hentschelia thalassemae* (con epimerito), del equiuroideo *Thalassema neptuni*.

Suborden 2: Esquizogregarínidos. La multiplicación agámica de las esquizogregarinas no está limitada, como en las eugregarinas, a la formación de esporozoitos antes de la infección, sino que, mediante esquizogonias con formación de merozoitos produce una multiplicación de los parásitos en el huésped infectado. La figura 51 pone de manifiesto la diferencia en el ciclo de desarrollo, si se le compara con el ciclo de la figura 46. Al igual que en las eugregarinas, y según el ejemplo de *Schizocystis gregarinoides*, en el intestino de la larva de díptero *Ceratopogon solstitialis* se desarrollan los esporozoitos (figura 51 b) a partir de los zigotos que se encuentran dentro de un quiste (fig. 51 a); estos esporozoitos se fijan por su extremo anterior a la pared intestinal (c). Mediante multiplicación nuclear los esquizontes alcanzan un tamaño de hasta 400 µm y pueden contener hasta 200 núcleos (d). Los merozoitos mononucleares resultantes (e) pueden, a su vez, desarrollarse en esquizontes (f, d), o bien se convierten en gamontes (e, g) que, por gamontogamia, forman sicigias (h) y se enquistan conjuntamente (i). Los gametos que se forman en la periferia de los dos gamontes son aquí morfológicamente diferentes (k). La copulación que sigue es pues una copulación anisógama, por la que se originan los zigotos en el quiste común (a).

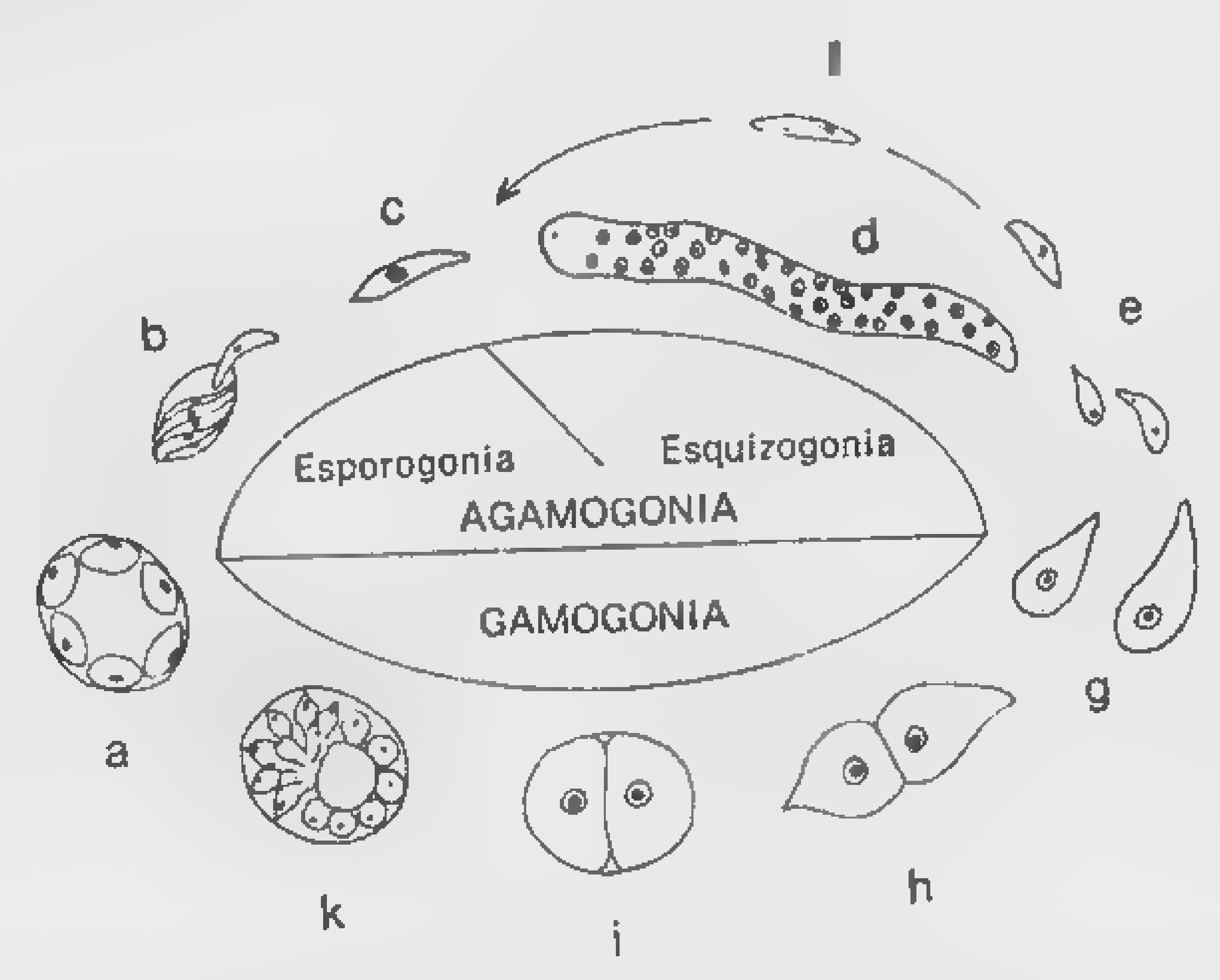


FIG. 51. **Esquizogregarínidos.** Ciclo de *Schizocystis gregarinoides*, del intestino de la larva de díptero *Ceratopogon solstitialis*. Explicaciones en el texto.

Las esquizogregarinas son parásitos en el intestino y órganos anexos de los artrópodos, anélidos y tunicados. Con ayuda de un pseudomerito (nombre dado a la zona plasmática anterior), que no está separado por un septo divisorio como un epimerito, los parásitos

pueden fijarse en la pared intestinal. El aspecto que tienen antes del inicio de la esquizogonia se considera como la forma del parásito adulto. La figura 52 nos da algunos ejemplos de la variabilidad de las esquizogregarinas en cuanto a tamaño y forma.

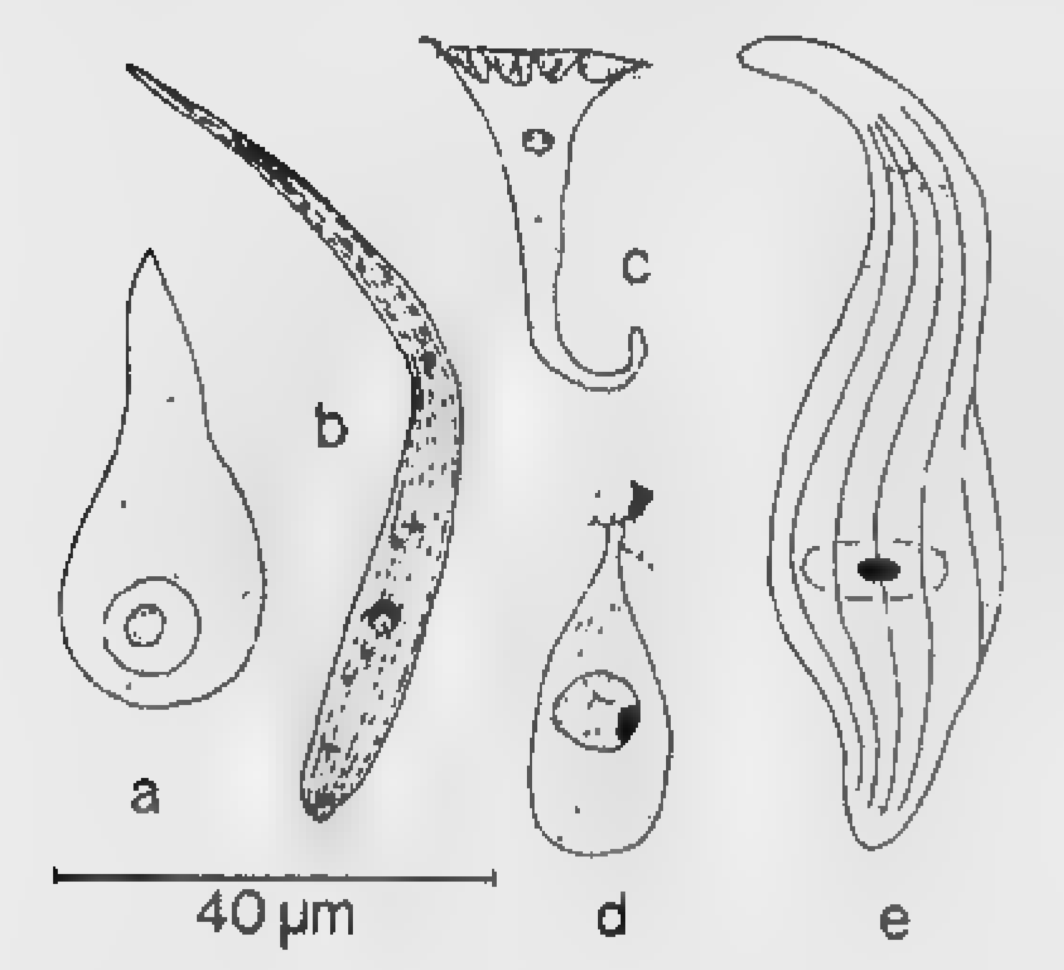


Fig. 52. **Esquizogregarínidos.** Aumento 500 ×. **a** *Caulleryella pipientis*, de la larva de *Culex pipiens*, **b** *Machadoella triatomae*, de la chinche *Triatoma dimidiata*, **c** *Ophryocystis schneideri*, en los tubos de Malpighi de los **Tenebriónidos**, **d** *Merogregarina amaroucii*, de la ascidia *Amaroucium* sp., **e** *Selenidium potamillae*, del poliqueto *Potamilla reniformis*.

Orden 2: Coccidios (Leuckart 1879), figs. 53-64

Los coccidios son, como su nombre indica, esporozoitos «en forma de baya», redondos a ovales. Se diferencian de las gregarinas por el comportamiento del gamonte femenino, que no conduce a la formación de una cantidad de gametos, sino que, sin división, es ya él mismo un gameto grande. En cambio, el desarrollo del gamonte masculino transcurre como en las gregarinas: mediante divisiones nucleares se originan de él varios gametos pequeños. Con ello la copulación es una oogamia en la que un macrogameto inmóvil, rico en reservas nutritivas, es fecundado por un microgameto móvil, pequeño y flagelado. El zigoto grande que se origina en la oogamia se denomina oocisto. Por una primera fase de división del sincarion se originan los núcleos de las esporas y con ello las esporas dentro del oocisto. Seguidamente, al igual que en las gregarinas, dentro de cada espora tiene lugar la formación de esporozoitos. Éstos, también como en las gregarinas, pueden o bien desarrollarse directamente en gamontes o bien producir primero, mediante esquizogonia, una multiplicación del parásito en el huésped infectado. Según sea el proceso se distinguen los dos subórdenes **Protococcidios** y **Esquizococcidios**. En los **Toxoplásmidos** se da otro tipo de desarrollo posible en la multiplicación agámica.

Suborden 1: Protococcidios. Los protococcidios son coccidios con una forma de vida predominantemente extracelular en la cavidad del cuerpo de los gusanos marinos (arquianélidos y poliquetos). La agamogonia transcurre, como en las eugregarinas, sólo como esporogonia, sin esquizogonia subsiguiente. La figura 53 representa este ciclo en el ejemplo de *Eucoccidium dinophili*, de la cavidad del cuerpo del arquianélido transparente *Dinophilus gyrociliatus*. De los esporozoitos (e) se desarrollan directamente los gamontes (f, h). En el microgamonte (h) se originan por división múltiple de 12 a 32 microgametos biflagelados (i-l). El macrogamonte (f) se convierte, sin ninguna división, en macrogameto (g), y es fecundado por un microgameto (m). En el zigoto (a) se produce una meiosis por estiramiento del sincarion. Mediante división múltiple agámica se originan en el oocisto los núcleos de las esporas (b) y seguidamente las esporas, que al principio son mononucleares (c) y en las que por sucesivas divisiones se forman 6 esporozoitos (d, e).

Suborden 2: Esquizococcidios. Contrariamente a las gregarinas, en los coccidios la mayoría de las especies tienen una esquizogonia adicional. Los esquizococcidios viven casi exclusivamente de forma intracelular. El número de generaciones producidas por esquizogonia agámica es constante en muchas especies. Viene determinada genéticamente y no por influencia del huésped. Las diferencias en el desarrollo de los esquizococcidios conducen a la división del suborden en tres superfamilias:
Adeleideos, Eimerideos y Hemosporidios.

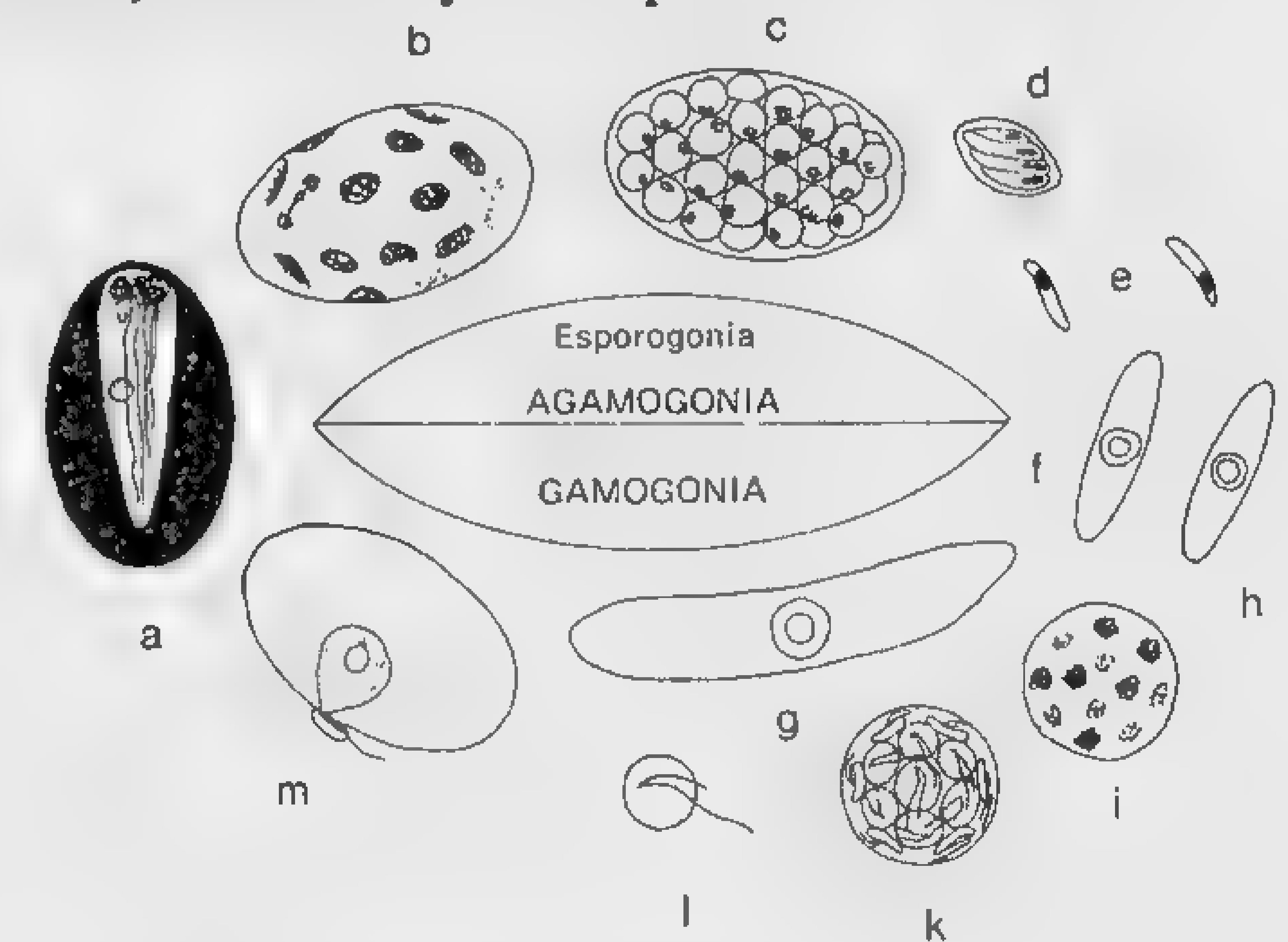


Fig. 53. **Protococcidios.** Ciclo de *Eucoccidium dinophili*, del arquianélido *Dinophilus gyrociliatus*. Explicaciones en el texto.

En los **Adeleideos** la gamogonia transcurre, como en la formación de la sicigia de las gregarinas, como gamontogamia. Mientras que las gregarinas son siempre parásitos de un solo huésped, en los adeleideos puede presentarse un cambio cíclico de huésped. La

figura 54 muestra un ciclo sin cambio de huésped tomando como ejemplo *Adelea ovata*, parásito en el intestino del milpiés *Lithobius forficatus*. El esporozoito (fig. 54 d) penetra en el epitelio intestinal y se desarrolla en un coccidio redondeado, mononuclear (c) en el que, por esquizogonia, se forman los merozoitos de 20 µm aproximadamente (f, g). Éstos pueden infectar de nuevo células epiteliales (h) y repetir la esquizogonia, o bien pueden convertirse en gamontes (i), que en los esquizococcidios reciben el nombre de gametocitos. Después de la fusión del microgamonte con el macrogamonte se desarrollan en el primero 4 microgametos, de los cuales uno fecunda al macrogameto (k-m), con lo cual este último se convierte en oocisto (a). El resto de los microgametos degenera fuera de la membrana del oocisto. En el interior del oocisto se originan por división múltiple durante la esporogonia hasta 32 esporas, o aún más (a-c), y, seguidamente, cada una de ellas forma 2 esporozoitos (c).

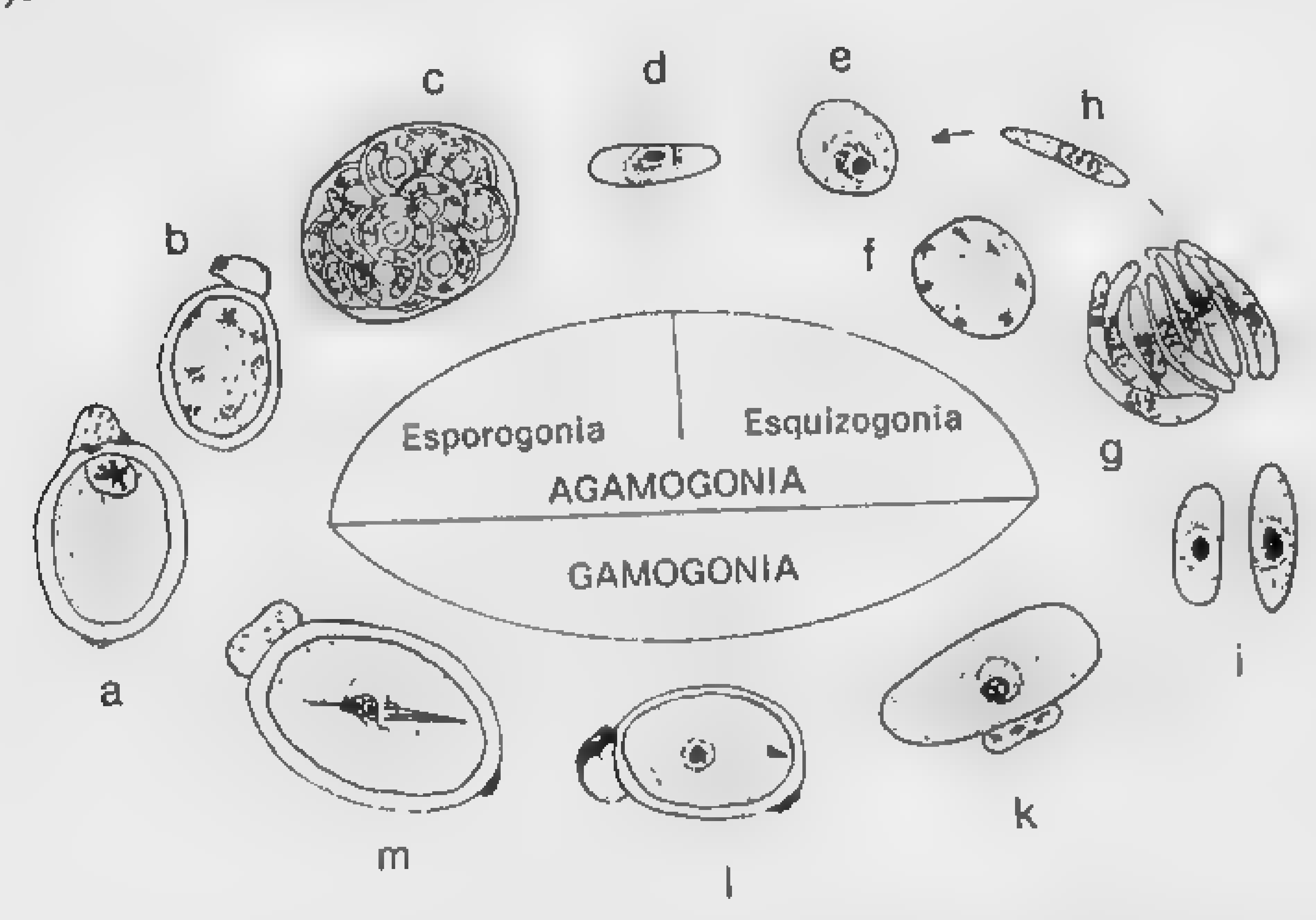


FIG. 54. **Esquizococcidios, Adeleideos.** Ciclo de *Adelea ovata*, del milpiés *Lithobius forficatus*. Sin cambio de huésped. Explicaciones en el texto.

Varios géneros presentan un **cambio** cíclico **de huésped** que complica el ciclo de desarrollo; el cambio es, generalmente, entre vertebrado y artrópodos (**Karyolysus** en los lagartos, y **Hepatozoon** en los roedores, entre otros), o bien, como en el ejemplo de *Haemogregarina stepanowi* (fig. 55), entre la tortuga de estanque europea *Emys orbicularis* como vertebrado y la sanguijuela *Placobdella catenigera* como transmisor invertebrado. El esporozoito (fig. 55 d) pasa a la sangre de la tortuga en el momento de la succión por parte de la sanguijuela. En los glóbulos rojos de la medula ósea se inicia

la esquizogonia con la formación de 24 merozoitos (e, f), por lo general, que nuevamente atacan a los eritrocitos y repiten la esquizogonia. Aquí los esquizontes permanecen más pequeños, con sólo 4-6 merozoitos, y aparecen también en la sangre periférica (g-i). También los merozoitos que aquí se originan pueden repetir la esquizogonia (k) o bien se convierten en esquizontes cuyos merozoitos son mucho más pequeños (l, m) y se presentan como jóvenes gamontes (= gametocitos, n, p) que también se desarrollan en los eritrocitos: el macrogamonte es rico en reservas nutritivas (o) y el microgamonte tiene un núcleo de tamaño aumentado y estrías en la parte anterior (q). En el intestino de la sanguijuela, después de la ingestión de la sangre infectada los glóbulos sanguíneos son disueltos y tiene lugar la formación de la sicigia entre los gamontes (r), después de lo cual el microgamonte forma 4 microgametos (s), de los cuales uno fecunda al macrogameto (t). En el zigoto (oocisto) empieza la división nuclear y, con ello, la formación de 8 esporozoitos (a-c). En la esporogonia que tiene lugar en el oocisto no hay formación de una envoltura adicional de la espora. Los esporozoitos llegan a los vasos sanguíneos de la sanguijuela y, en el momento de la succión y tras la ruptura de los vasos, son transmitidos de nuevo a la tortuga. La figura 55 pone de manifiesto que

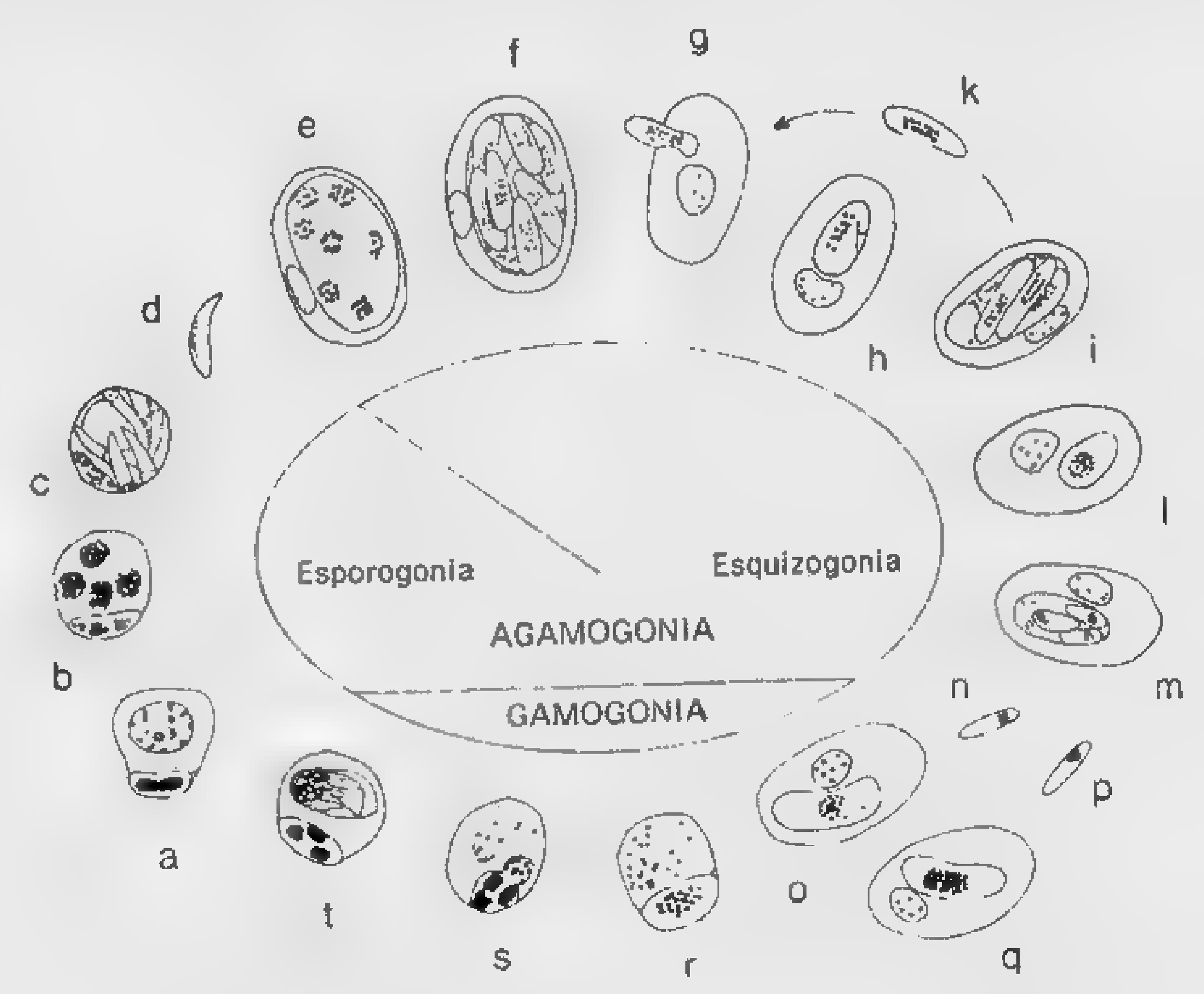


FIG. 55. **Esquizococcidios, Adeleideos.** Ciclo de *Haemogregarina stepanowi*. **d-o, q,** en la tortuga de estanque *Emys orbicularis*, **o, q-d,** en la sanguijuela *Placobdella catenigera* (cambio de huésped). Explicaciones en el texto. Las células del huésped de los dibujos e-i, l, m, o, q, contienen el propio núcleo celular además del parásito.

la dilatación del ciclo, en el paso del parásito a la sangre, se determina por la adición de los procesos agámicos de esquizogonia (e-p) y que la gamogonia en el huésped invertebrado no cambia.

Los **Eimerideos** no tienen gamontogamia, como las gregarinas y los adeleideos sino que tiene gametogamia. Los macrogamontes y los microgamontes (=gametocitos) se desarrollan separadamente y luego los microgametos buscan a los macrogametos para fecundarlos. Es por este motivo que los microgametos son mucho más numerosos. Los eimerideos están muy extendidos como parásitos del intestino y de sus órganos anexos en numerosos invertebrados y vertebrados, en tierra y en el agua. Muchos huéspedes pueden ser atacados por varias especies de coccidios que, por su parte, muestran sin embargo una especificidad limitada en cuanto al huésped.

También en los eimerideos hay especies con o sin cambio de huésped. La figura 56 muestra un ciclo sin cambio de huésped en el ejemplo de *Eimeria schubergi,* del intestino del milpiés *Lithobius forficatus.* El esporozoito (d) penetra en el epitelio intestinal y se convierte en un agamonte (e). Por esquizogonia se originan los merozoitos (f, g), que infectan otras células epiteliales. Tras esquizogonias repetidas se forman gamontes jóvenes (i, m) a partir de los merozoitos. El macrogamonte (i) se desarrolla directamente en un macrogameto mononuclear (k, l), mientras que el microgamonte (m) forma microgametos flagelados (n-p). Éstos rodean al macrogameto, pero sólo uno puede penetrar en él para realizar la cariogamia. El zigoto originado por la copulación forma una envoltura y entonces recibe el nombre de oocisto (a). Después de dos divisiones nucleares se originan dentro del oocisto 4 esporas (b), en cada una de las cuales se forman 2 esporozoitos (c).

La diferenciación de las especies no se basa en la morfología del parásito adulto (fig. 56 e), sino en la del oocisto que es expulsado con las heces, y sus esporas, teniendo además en cuenta la especie del huésped infectado. La fig. 57 muestra algunos ejemplos de eimerideos del género *Eimeria,* con 4 esporas en el oocisto y 2 esporozoitos en cada una, y el género *Isospora,* con 2 esporas en el oocisto maduro y 4 esporozoitos en cada espora. A este género pertenece también *Isospora belli,* un parásito del hombre (fig. 57 r, s.)

Un eimerideo con **cambio de huésped** es *Aggregata eberthi* (fig. 58). En el intestino del cangrejo *Portunus depurator* los esporozoitos se convierten en esquizontes (e-g). Los merozoitos (h, i) penetran en la pared intestinal de la sepia *Sepia officinalis* cuando ésta come un cangrejo infectado, y allí se desarrollan en gamontes. Mediante esquizogonia el microgamonte produce microgametos biflagelados (m-o), y uno de ellos fecunda al macrogameto (l, p). En el zigoto (a) tiene lugar seguidamente la meiosis y, mediante divisiones nucleares agámicas, se forman las esporas (b, c), en las cuales se originan 3 esporozoitos de cada una. El cangrejo se infecta al ingerir las esporas por vía oral.

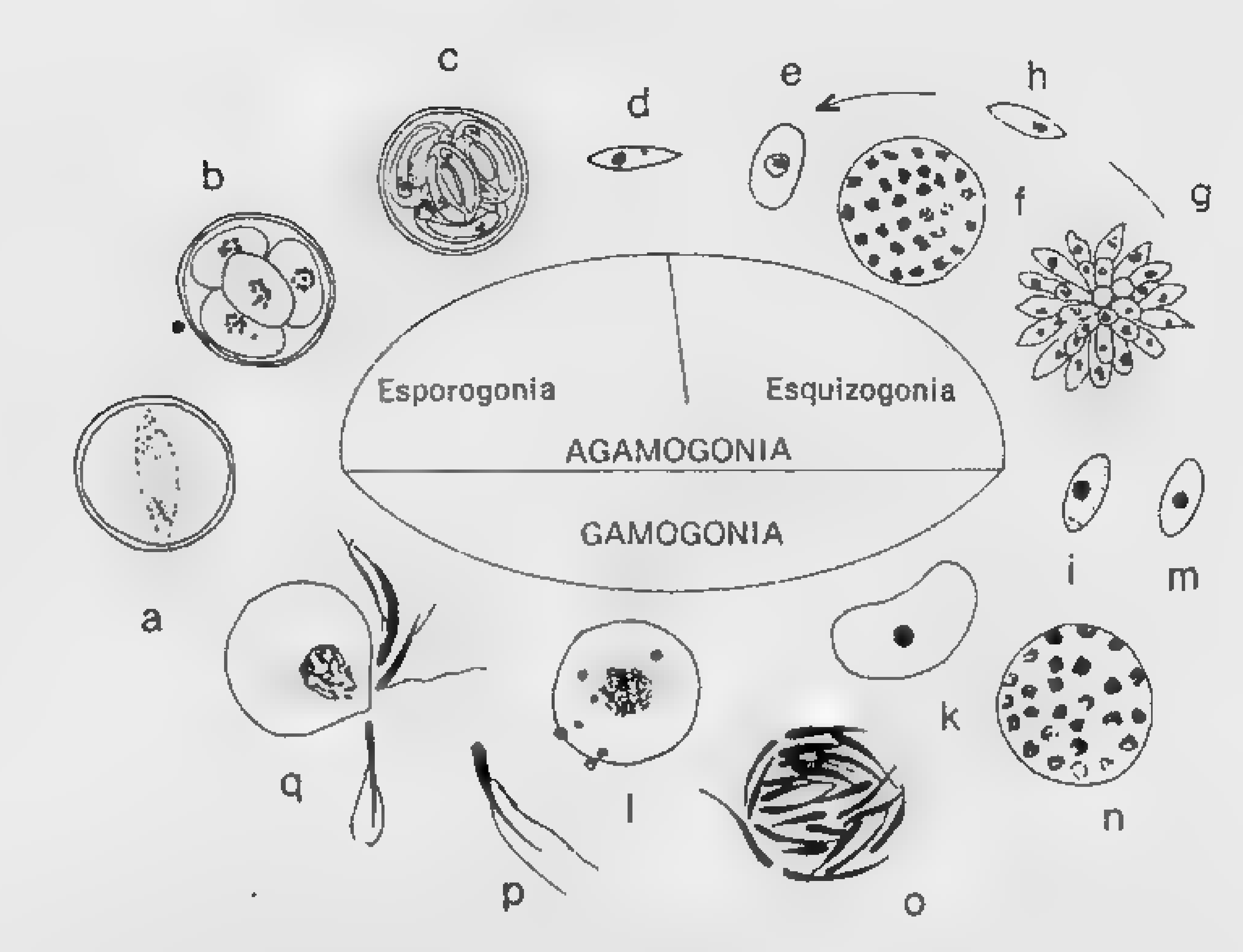


FIG. 56. **Esquizococcidios, Eimerideos.** Ciclo de *Eimeria schubergi,* del milpiés *Lithobius forficatus.* Sin cambio de huésped. Explicaciones en el texto.

Los **Hemosporidios** son eimerideos con cambio de huésped y parasitismo secundario de las células sanguíneas; la infección primaria del huésped vertebrado es, como en los demás eimerideos, una infección de tejidos. Son transmisores insectos chupadores de sangre en los que el zigoto del parásito se desarrolla primeramente en un oocineto móvil y vermiforme.

En la familia **Hemoproteidos,** en la que muchas especies son parásitos de aves, sólo los jóvenes gamontes atacan a los eritrocitos, mientras que, como muestra la figura 59 en el ejemplo de la infección de la paloma doméstica *Columba livia* por *Haemoproteus columbae,* la esquizogonia sólo tiene lugar en los tejidos. Los esporozoitos, que son transmitidos por el hipobóscido *Lynchia maura* al chupar la sangre, penetran en las células endoteliales del sistema vascular de la paloma (c) y se multiplican en primer lugar en varios parásitos mononucleares (d, e) que luego se desarrollan en esquizontes (f). Todos estos esquizontes forman numerosos merozoitos (g) que infectan los glóbulos rojos nucleados y allí se convierten en macrogamontes (h, i) o microgamontes (l, m). El ulterior desarrollo se realiza primero en el lumen del intestino de un hipobóscido que ha ingerido sangre infectada. El macrogamonte se convierte en macrogameto (k) y de los microgamontes se liberan los microgametos (n), que copulan con los macrogametos (o). El zigoto se convierte en el oocineto mononuclear y móvil (p) y penetra en la pared intestinal para transformarse allí en el oocisto (a), en el

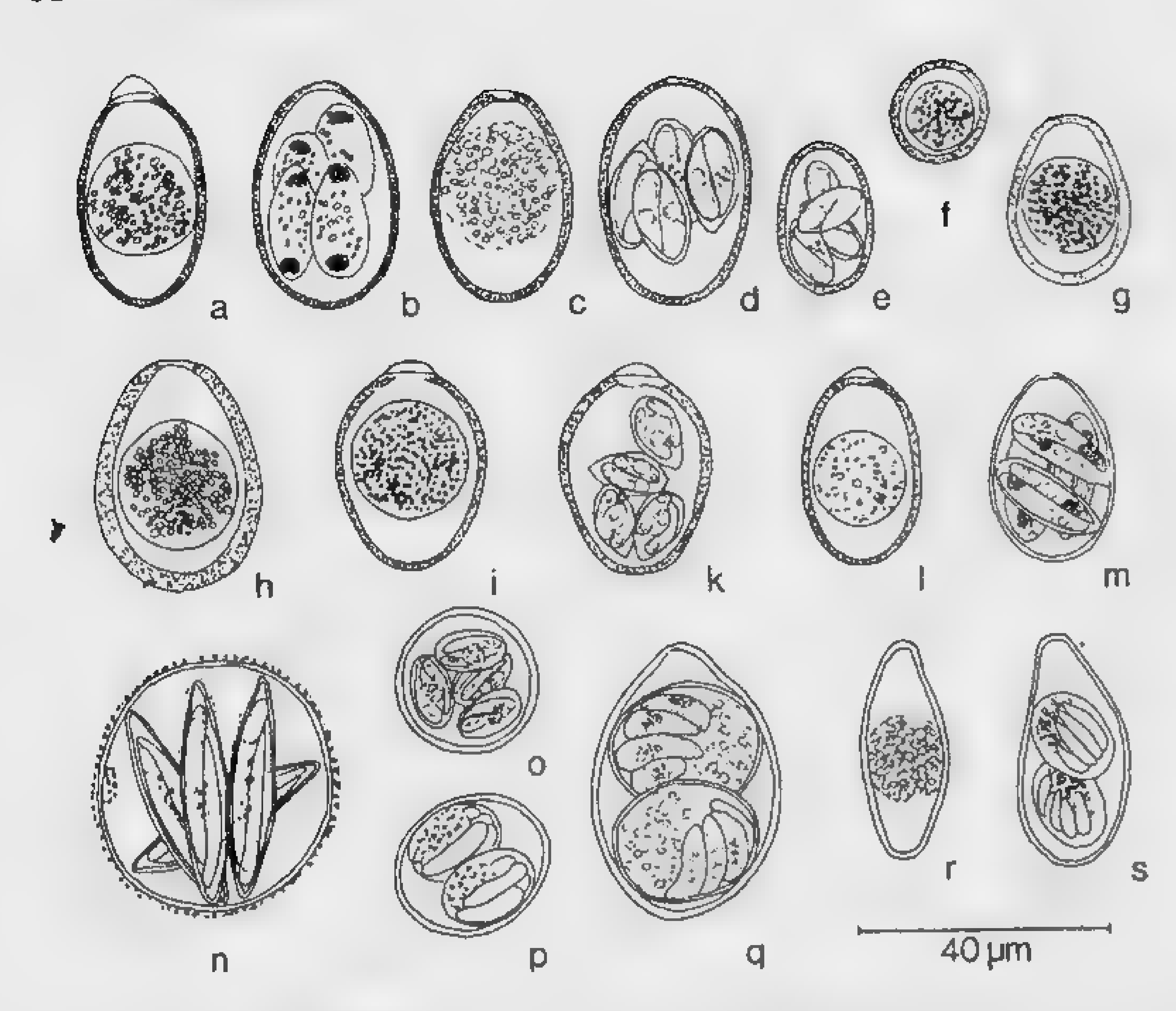


FIG. 57. **Esquizococcidios,** oocistos de diferentes **Eimerideos.** Aumento 500 ×. a-b *Eimeria stiedae* (hígado del conejo, a inmaduro, **b** con 4 esporas inmaduras, c-d *E. magna* (intestino del conejo), **c** inmaduro, **d** maduro con 4 esporas con 2 esporozoitos en cada una, **e** *E. perforans* (intestino del conejo), maduro, **f** *E. zürni* (buey), inmaduro, **g** *E. bovis* (buey), inmaduro, **h** *E. bukidnonensis* (buey), inmaduro, i-k *E. granulosa* (cordero), **i** inmaduro, **k** maduro, **l** *E. arloingi* (cordero), inmaduro, **m** *E. debliecki* (cerdo), maduro, **n** *E. sardinae* (en los testículos de las sardinas, anchoas y arenques), maduro, **o** *E. clupearum* (en el hígado de los arenques, caballas y anchoas), maduro, **p** *Isospora rivolta* (perro), maduro con 2 esporas y 4 esporozoitos en cada una, **q** *I. felis* (gato), maduro, r-s *I. belli* (hombre), **r** inmaduro, **s** maduro.

cual se forman numerosos esporozoitos desnudos (b). Cuando revienta el oocisto maduro, los esporozoitos llegan a la glándula salival del hipobóscido a través de la hemolinfa. Contrariamente al género **Haemoproteus,** que se presenta en las aves y reptiles, los gamontes del género **Leucocytozoon** no atacan a los glóbulos rojos de la sangre, sino a los glóbulos blancos de las aves, mientras que el género **Hepatozoon** se presenta en algunos mamíferos, incluidos los monos.

La familia de los **Plasmódidos** comprende los parásitos causantes de la malaria, en los cuales, como en el parasitismo de la sangre de los adeleidos (fig. 55), se produce la esquizogonia también en la sangre del huésped vertebrado. Este caso queda ejemplificado por

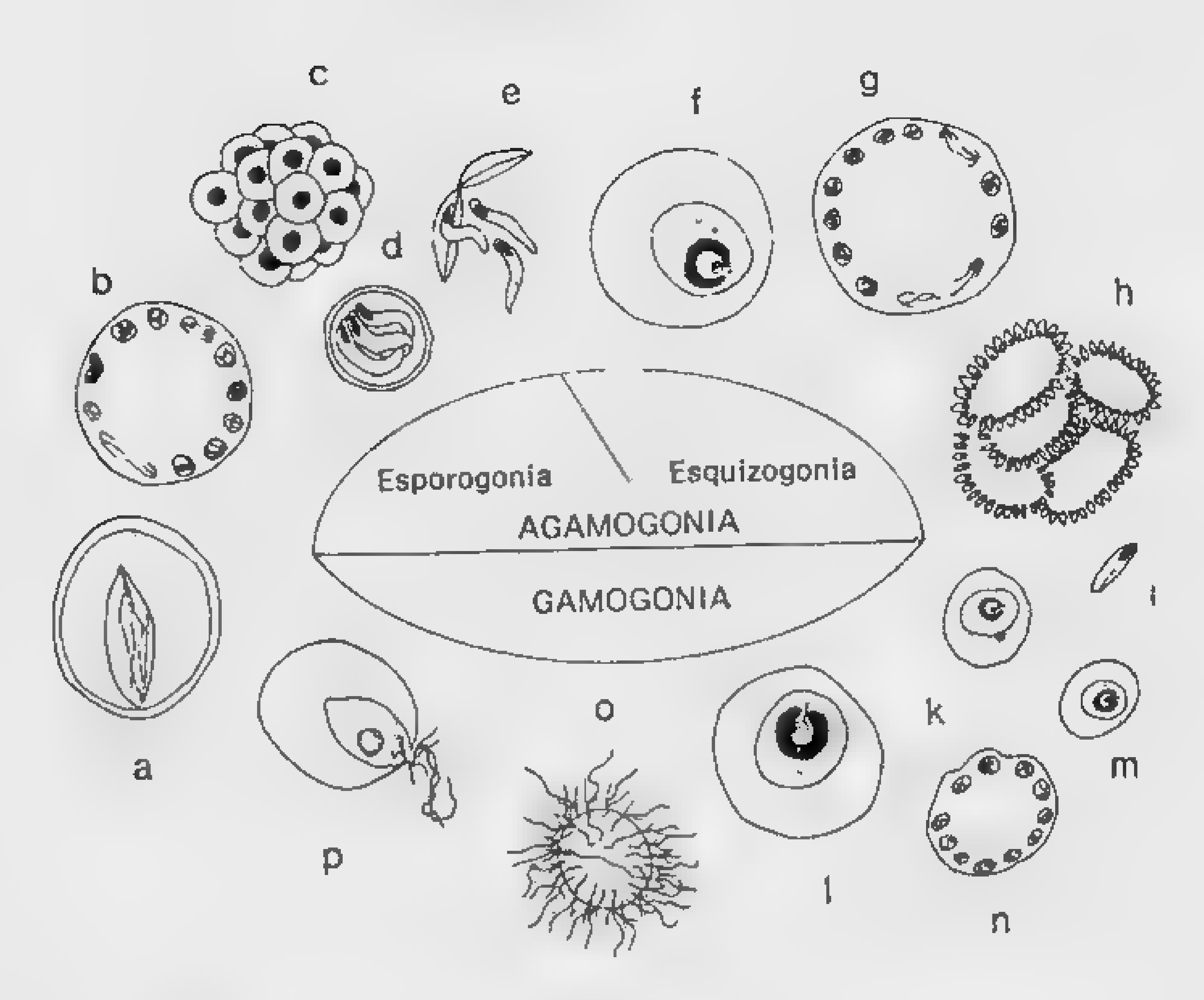


FIG. 58. **Esquizococcidios, Eimerideos.** Ciclo de *Aggregata eberthi*, **e-h** en el cangrejo *Portunus depurator*, **i-d** en la sepia *Sepia officinalis* (cambio de huésped). Más explicaciones en el texto.

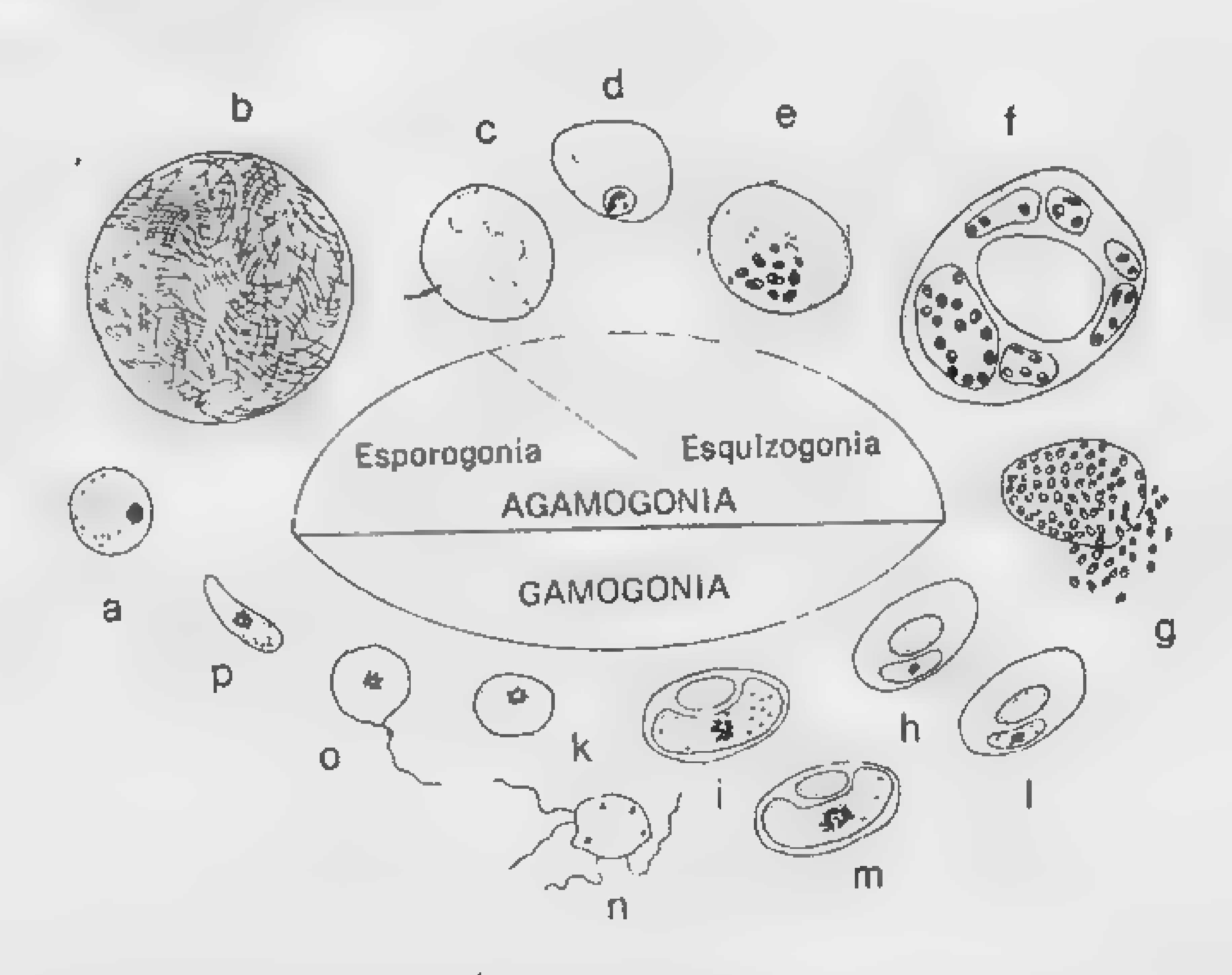


FIG. 59. **Esquizococcidios, Hemosporidios.** Ciclo de *Haemoproteus columbae*. **c-i**, en la paloma *Columba livia*, **k, n-b,** en el hipobóscido *Lynchia maura* (cambio de huésped). Más explicaciones en el texto.

la malaria terciana del hombre causada por *Plasmodium vivax* (figura 60). Los transmisores son los mosquitos del género *Anopheles*. Cuando el mosquito pica al hombre, los esporozoitos (e) pasan al hígado a través de la sangre en el plazo de una hora, y allí empieza la esquizogonia en las células parenquimáticas (f, g). Los merozoitos que de ella se originan pueden infectar de nuevo las células hepáticas (h), de forma que esta esquizogonia exoeritrocítica de *P. vivax* puede durar por término medio de un año y medio a dos años. Unos 8 días después de la infección, los merozoitos salen del hígado (i) y emigran hacia los glóbulos rojos periféricos. Con ello se inicia la esquizogonia eritrocítica en la que, por lo general, sólo se originan de *P. vivax* 16 merozoitos (j-l), mientras que un esquizonte exoeritrocítico forma muchos miles de merozoitos. La maduración del esquizonte en la sangre, dura en *P. vivax* 48 horas. Los merozoitos que quedan libres al desintegrarse el esquizonte maduro pueden conducir a una repetición de la esquizogonia en la sangre (m), o bien se convierten cada vez más en macrogamontes (n-p) y microgamontes (r, s), cuyo desarrollo ulterior tiene lugar en el estómago

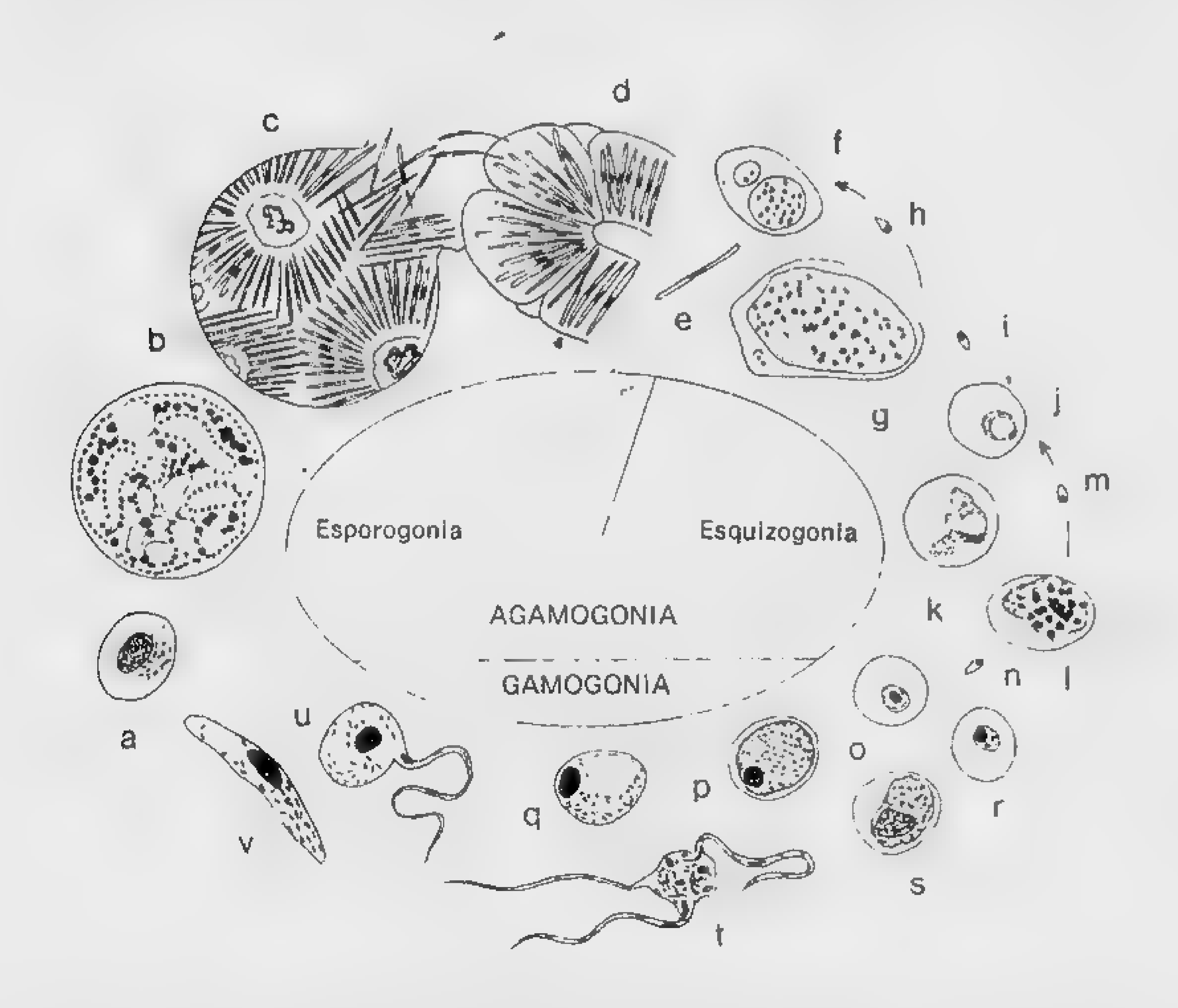


FIG. 60. **Esquizococcidios, Hemosporidios.** Ciclo de *Plasmodium vivax* (causante de la **Malaria terciana**), **e-p, s** en el hombre, **q, t-d** en el mosquito *Anopheles* (cambio de huésped). Más explicaciones en el texto.

del mosquito *Anopheles*. En el lenguaje clínico, los gamontes de la malaria se denominan gametocitos. En el mosquito, del microgamonte (microgametocito), con su núcleo flojo, se forman los microgametos (t), que copulan (u) con el macrogameto (q), con lo cual se origina de nuevo un oocineto móvil como zigoto (v); éste se convierte en un oocisto (a) en el epitelio peritoneal del intestino. Mediante división agámica se originan en el oocisto los núcleos desnudos de los esporozoitos (b) y, finalmente, varios miles de esporozoitos (c), de un tamaño de aproximadamente 15 µm, que emigran hacia la glándula salival del mosquito a través de la hemolinfa (d). El desarrollo de los parásitos de la malaria va ligado a determinadas zonas climáticas o a determinadas estaciones del año, que influyen en su epidemiología debido a que es necesaria una cierta temperatura en el mosquito para el desarrollo del parásito. Esto es especialmente válido para las cuatro especies que se presentan en el hombre (fig. 61 a-m). Junto a las infecciones de seres humanos y monos por diversos plasmodios, también se producen infecciones de malaria en los roedores, en los reptiles y, especialmente, en las aves. Para la diferenciación de las especies se toma como base la morfología de la fase eritrocítica en el huésped vertebrado y la duración del desarrollo de esta fase, teniendo además en cuenta la especie del animal atacado. La figura 61 representa tales diferencias morfológicas en los parásitos del hombre, así como de algunos parásitos de aves.

Suborden 3: Toxoplásmidos. Estudiaremos aquí dos géneros de parásitos de vertebrados: *Toxoplasma* y *Sarcocystis*. Ambos realizan en su huésped el ciclo de los eimerideos, pero además pueden multiplicarse en otros huéspedes por una forma especial de agamogonia, sin gamogonia.

Del género Toxoplasma hasta ahora sólo se ha reconocido una especie: *Toxoplasma gondii*. El ciclo coccidio transcurre en el intestino de felinos del género *Felis*, especialmente en el gato doméstico *F. domestica*, que puede considerarse como huésped principal. El esporozoito (fig. 62 e) inicia en el intestino del gato la esquizogonia del parásito (f-h). Los merozoitos (i) pueden conducir a la repetición de la esquizogonia (i) o bien se convierten en gamontes (j, k, n). El macrogamonte (k) se desarrolla en un macrogameto (l, m), y el microgamonte (n), mediante esquizogonia, conduce a la formación de microgametos (o, p). El microgameto biflagelado (q) fecunda al macrogameto (m). El zigoto (a) se convierte en un oocisto con 2 esporas (b). En cada espora se forman 4 esporozoitos (c, d). Los toxoplasmas tienen pues en su ciclo las características del género *Isospora*, pero se diferencian de los eimerideos por la posibilidad de un desarollo agámico adicional en otros muchos vertebrados, especialmente en los de sangre caliente, con una temperatura suficiente, pero también en vertebrados de temperatura variable. En

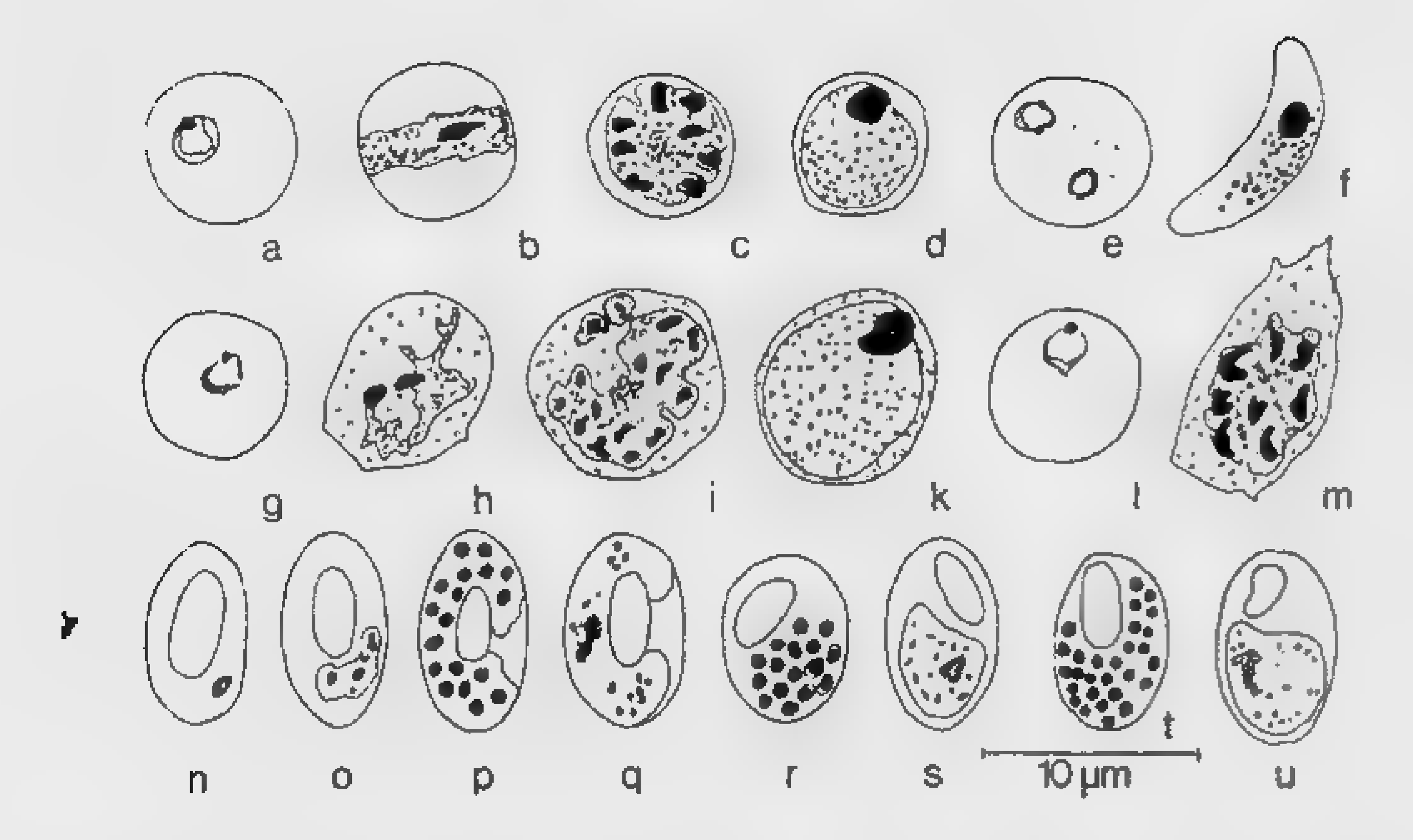


Fig. 61. **Esquizococcidios, Hemosporidios.** Aumento 1500 ×. Parásitos de la malaria en los eritrocitos. a-m en el hombre, a-d *Plasmodium malariae* (causante de la malaria cuartana) **a** forma joven, anular y mononuclear en el eritrocito, **b** joven esquizonte (forma en banda), **c** esquizonte maduro con 8 merozoitos por lo general, **d** macrogamonte. e-f *Plasmodium falciparum* (malaria tropica) **e** formas jóvenes anulares, mononucleares y binucleares, **f** macrogamonte libre (eritrocito disuelto). g-k *Plasmodium vivax* (malaria terciana) **g** forma anular mononuclear, **h** inicio de la esquizogonia, **i** esquizonte maduro con 16 merozoitos por regla general, **k** macrogamonte, **h-k** eritrocito aumentado, con gránulos de Schüffner, l-m *Plasmodium ovale* (forma de la malaria terciana en el África Occidental), **l** forma anular mononuclear, **m** esquizonte maduro con 8 merozoitos por lo general, eritrocito ovalado aumentado, con gránulos de Schüffner. **n-u** malaria de las aves en eritrocitos que contienen un núcleo, n-q *Plasmodium circumflexum* (mirlos, entre otras aves) **n** forma anular mononuclear, **o** joven esquizonte, **p** esquizonte maduro (con 13-30 merozoitos), **q** macrogamonte. r-s *Plasmodium cathemerium* (gorriones, entre otras aves) **r** esquizonte (con 6-24 merozoitos), **s** macrogamonte, t-u *Plasmodium gallinaceum* (en la gallina doméstica) **t** esquizonte (con 20-36 merozoitos), **u** macrogamonte. Todos los microgamontes poseen un núcleo más grande y más flojo que los macrogamontes.

este huésped secundario el esporozoito (e) se desarrolla en un trofozoito grande, en forma de hoz o de arco (a cuya forma debe el parásito su nombre) (r). En numerosos órganos, en especial en el sistema cerebral, tiene lugar por bipartición endógena (s) la multiplicación agámica, o bien se da la formación de grandes quistes (t) en los que, finalmente, se encuentran numerosos toxoplasmas pequeños. Sin que haya la intervención del desarrollo coccidio en el gato, la infección entre los huéspedes secundarios puede extenderse por transmisión diaplacentaria, pero también por vía oral a través de carne infectada, leche materna infectada y excrementos infectados, por lo cual los animales domésticos infectados pueden ser particularmente pe-

ligrosos para el hombre. El huésped principal, el gato, es infectado de este modo, al comer ratones que contienen toxoplasmas.

La inespecificidad de los huéspedes secundarios en cuanto a órganos y huéspedes es completamente anormal en los coccidios. Quizás desempeñe aquí un papel la clase de división endógena especial del parásito por la que se desarrollan los estadios jóvenes bajo la protección de la célula materna. Esta clase de bipartición se denomina endodiogenia. La figura 63 representa este proceso, primeramente mediante la división del núcleo (a-c), seguidamente mediante la formación intracelular de las células hijas (d-e). Las células hijas libres (f) corresponden al dibujo de la figura 62 s. También en los esquizontes, en el intestino del gato, se inicia en el estadio de cuatro núcleos el ulterior desarrollo según el modelo de división de la endogenia, en la que seguramente se producen cada vez 32 individuos hijos. Este tipo de división se denomina endopoligenia.

Según investigaciones recientes, no sólo se ha indicado la existencia de endogenia en los **Sarcosporidios,** sino también la existencia de un ciclo coccidio. Los sarcosporidios son parásitos de los múscu-

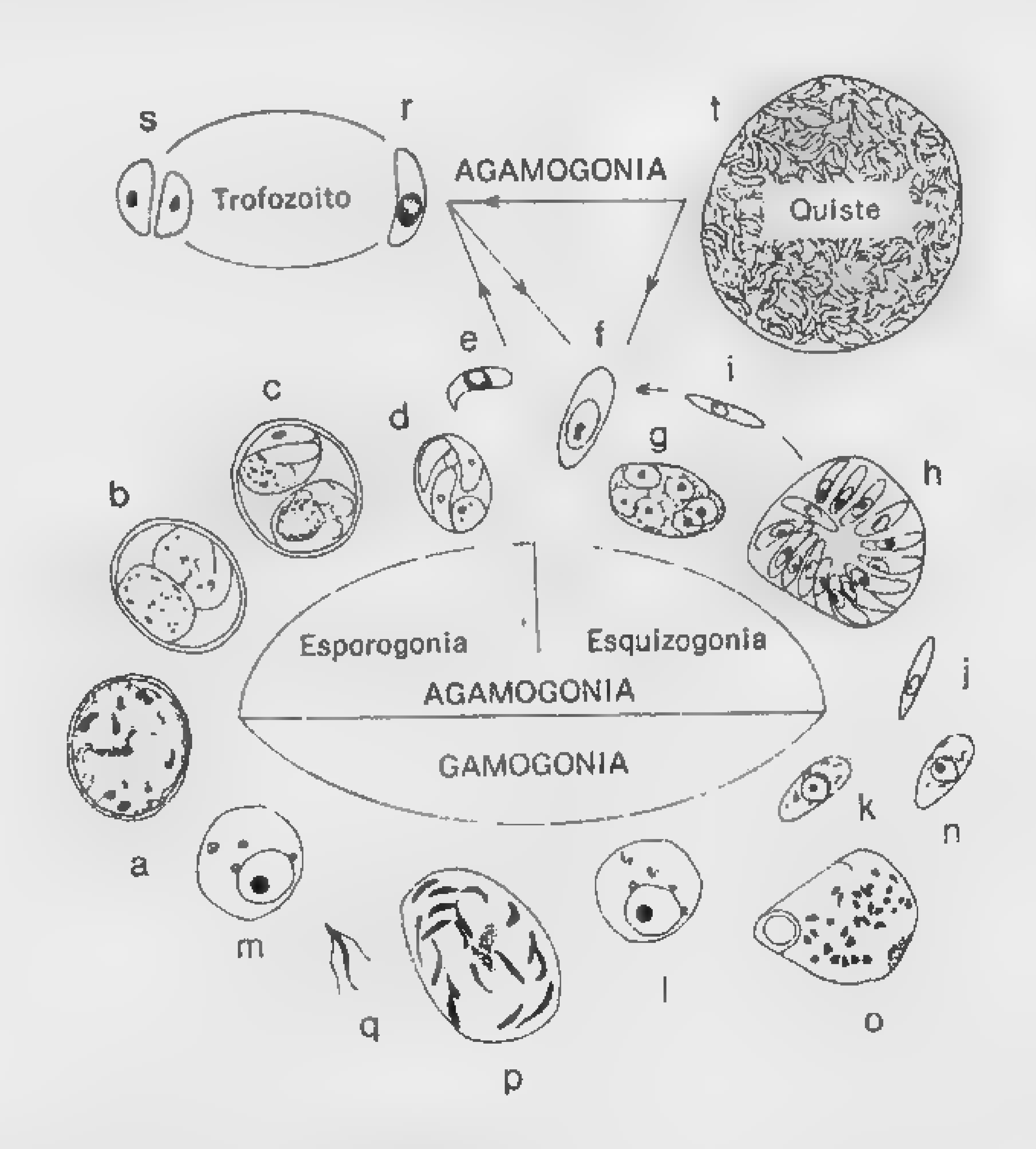


Fig. 62. **Esquizococcidios, Toxoplásmidos.** Ciclo de *Toxoplasma gondii*, **a-q** en el intestino del gato (huésped primario), **r-t** en huéspedes secundarios. Más explicaciones en el texto.

los que se encuentran en diversos mamíferos, en especial en nuestros animales domésticos de mayor tamaño, pero también en aves y reptiles. También el hombre puede ser infectado. En los músculos transversos se forman unos tubos intracelulares que, en algunas especies, adquieren una longitud de varios centímetros. Primariamente, no obstante, los sarcosporidios, al igual que los toxoplasmas, son coccidios intestinales e incluso el ciclo coccidio no siempre tiene lugar en una sola especie de huésped. Así, por ejemplo, *Sarcocystis fusiformis*, de la musculatura del buey, puede desarrollarse en el intestino del perro, el gato y el hombre. La figura 64 a y b muestra un oocisto de paredes delgadas con 2 esporas, del perro y del hombre respectivamente. Del mismo modo, *Sarcocystis miescheriana*, de la musculatura del cerdo, puede desarrollarse como coccidio en el intestino del hombre (fig. 64 d), mientras que para *S. tenella*, parásito del cordero, se ha indicado el gato como huésped principal (c). Los oocistos del intestino del hombre (b, d), con 2 esporas y 4 esporozoitos en cada una, se consideraron hasta ahora como pertenecientes a una especie particular de coccidio humano, *Isospora hominis*, lo cual queda ahora descartado.

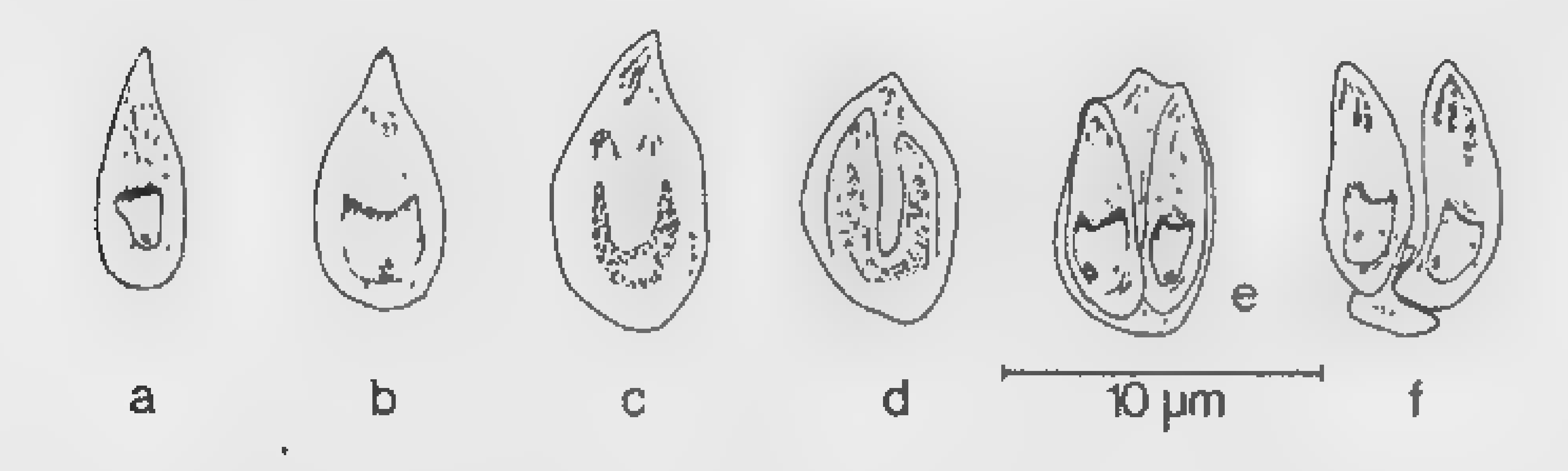


Fig. 63. Endogenia en *Toxoplasma gondii*, formación de 2 células hijas dentro de la célula madre. Más explicaciones en el texto.

También el desarrollo de los sarcosporidios en la musculatura del huésped secundario presenta algunas desviaciones respecto a los toxoplasmas. Los tubos del quiste presentan una formación de cámaras en el interior; en los tubos mayores sólo las cámaras periféricas contienen parásitos (fig. 64 e). Con un mayor aumento pueden reconocerse en la periferia estadios ameboides que se aprietan y aplanan unos contra otros mientras que más hacia el interior hay zoitos falciformes que recuerdan a los toxoplasmas pero que alcanzan un tamaño de hasta 15 µm, y que, al igual que los toxoplasmas, infectan al huésped por vía oral.

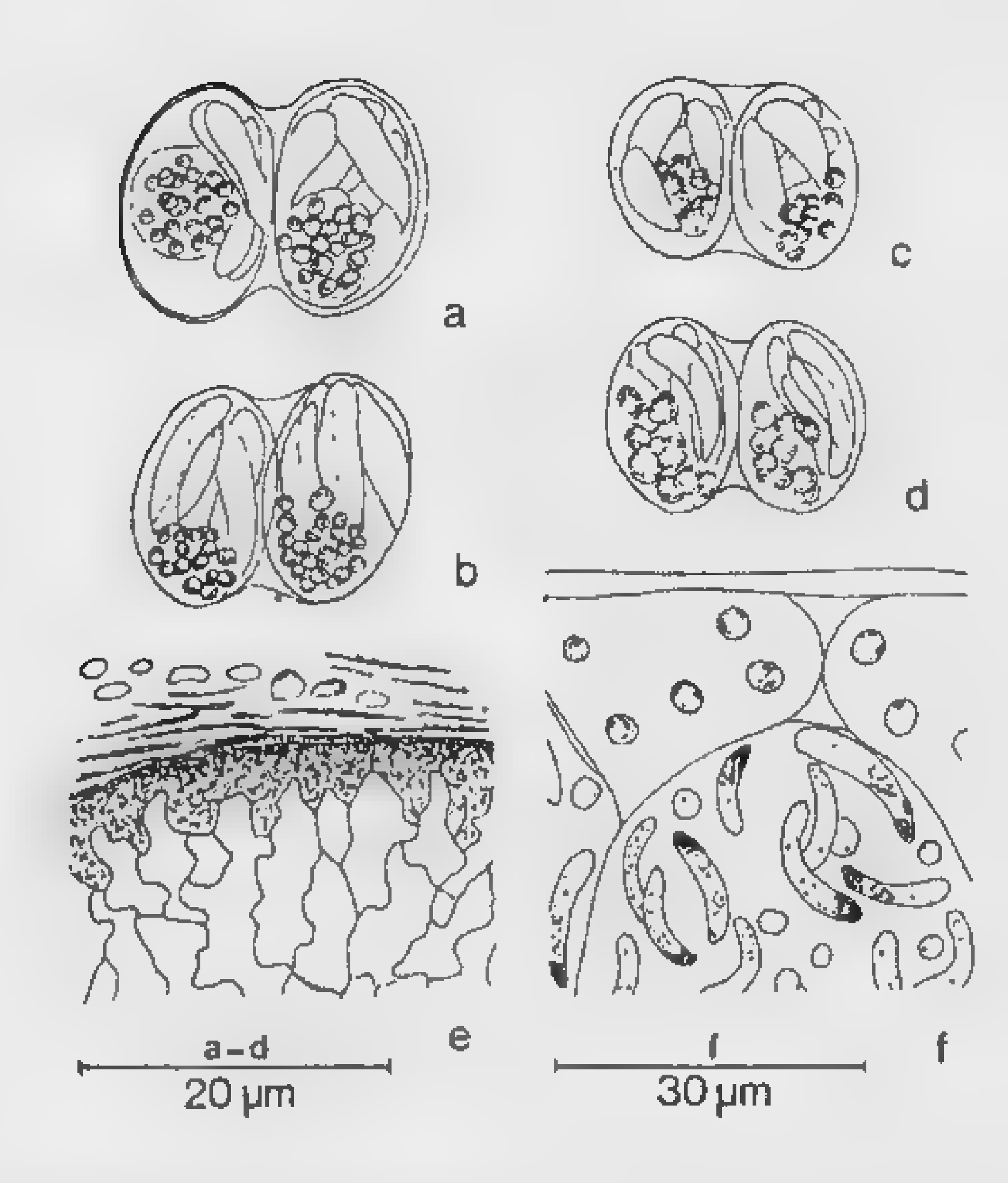


Fig. 64. Toxoplásmidos, Sarcosporidios. a-d Oocistos, aumento 1000 ×. a-b *Sarcocystis fusiformis*, oocistos con 2 esporas y 4 esporozoitos en cada una, **a** del perro, **b** del hombre, **c** *Sarcocystis tenella*, oocisto con esporas, del gato, **d** *S. miescheriana*, oocisto del hombre, **e** fragmento de un tubo de *Sarcocystis fusiformis* en la musculatura del buey (poco aumento), cámaras periféricas con parásitos, cámaras interiores vacías. **f** Fragmento de un tubo de *Sarcocystis tenella* en la musculatura del esófago del cordero. En la parte externa con estadios mononucleares ameboides, hacia el centro con zoitos falciformes. Aumento 670 ×.

Subclase 2: Cnidosporidios (Doflein 1901)

Los cnidosporidios (Gr. *knide* = ortiga) forman esporas con uno o más filamentos polares enrollados, que son disparados en el intestino del huésped para adherir las esporas y que facilitan la entrada del germen en la pared intestinal. El modo en que se forman las esporas y su morfología es diferente en los diferentes órdenes.

Orden 1: Mixosporidios (Bütschli 1881), figs. 65-67

Los mixosporidios (Gr. *mixa* = moco) son parásitos de los peces, que se desarrollan en cavidades del cuerpo tales como la vesícula biliar y la vejiga de la orina, o, de forma intracelular, dentro de los tejidos. En estado adulto viven como parásitos ameboides con pseudópodos (fig. 65 a-c) y son grandes y plurinucleados. En contrapo-

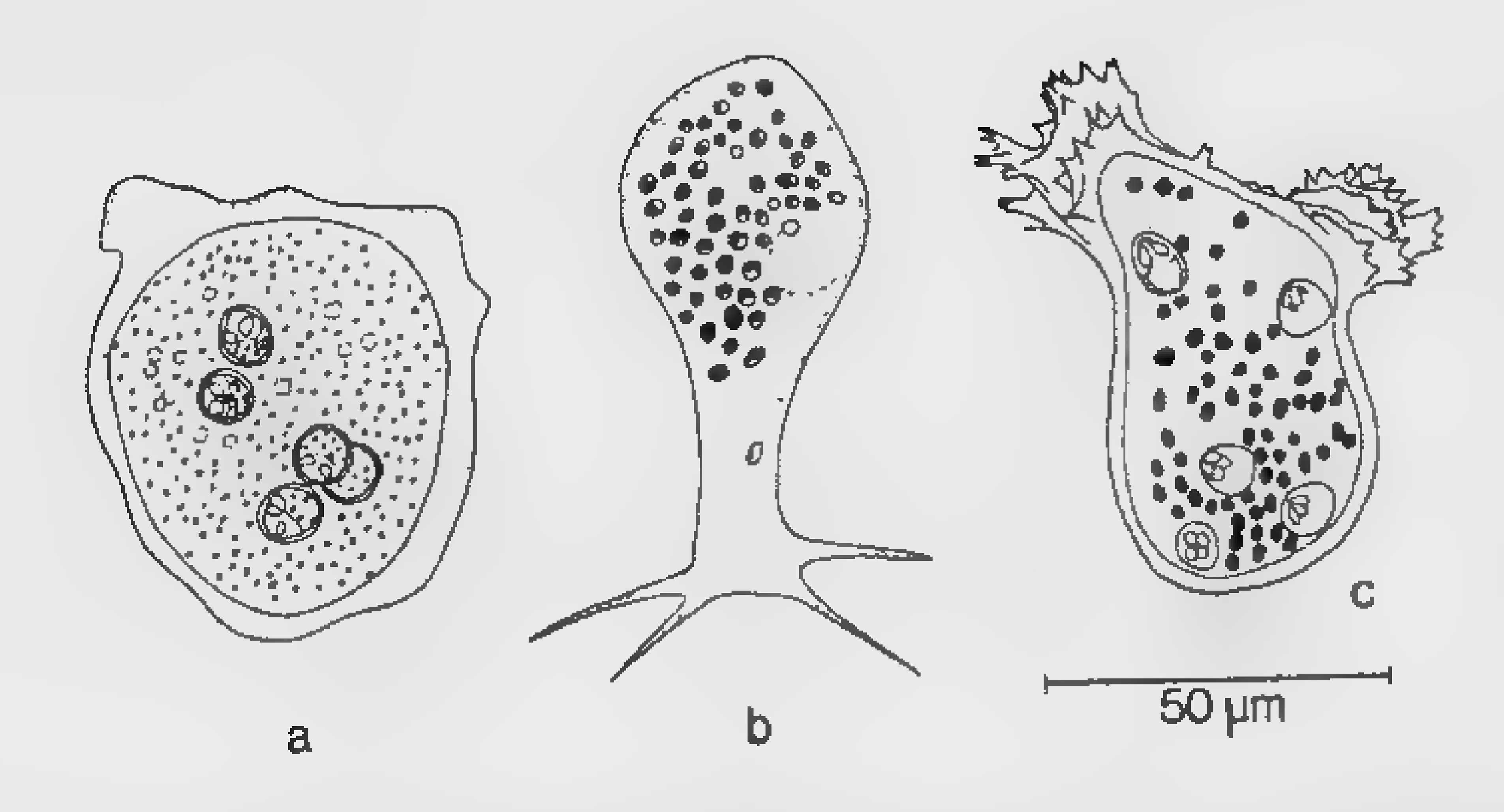


FIG. 65. **Mixosporidios.** Aumento 400 ×. **a** *Sphaerospora divergens*, de los conductillos del riñón del blenio *Blennius pholis* y de los labros *Crenilabrus melops* y *C. pavo*. En el endoplasma 5 esporas. **b** *Leptotheca agilis*, de la vesícula biliar de la pastinaca, *Trygon pastinaca*. Incoloro, con un pansporoblasto redondo. **c** *Chloromyxum leydigi*, de la vesícula biliar de diversos selacios. En el endoplasma 5 esporas.

sición a los telosporidios la formación de esporas no tiene lugar al final del desarrollo individual, sino que en los parásitos plurinucleados se forma una membrana alrededor de los núcleos individuales, grandes (fig. 66 a). Estos rudimentos de esporas (esporontes o esporoblastos) se hallan pues en el parásito de forma intracelular. Mediante divisiones nucleares y subsiguientes formaciones de membranas internas (fig. 66 a, b) se originan, dentro del pansporoblasto, esporas plurinucleadas y al mismo tiempo pluricelulares (fig. 66 b). La figura 67 representa el ciclo completo en el esquema del género *Myxobolus*. En el zigoto mononuclear, diploide (a), se inicia la división nuclear (b) con meiosis (c), y 2 núcleos residuales quedan situados en la periferia. Tras una ulterior multiplicación de los núcleos haploides (d), en el pansporoblasto se forman 2 esporas con 6 núcleos en cada una (e), de los cuales 2 se convierten en los núcleos que forman el caparazón, 2 en los núcleos que forman la cápsula polar, y los 2 restantes en los núcleos del germen ameboide (f). En ambas cápsulas polares se originan los filamentos polares (g, fig. 66 b), que pueden ser disparados. Mediante la fusión de los dos núcleos haploides del germen ameboide el núcleo se vuelve de nuevo diploide, mientras que los demás núcleos degeneran en parte. El germen ameboide diploide se convierte en esquizonte (k) en un nuevo huésped; este esquizonte en parte puede dividirse todavía por plasmotomía (l). En los parásitos adultos, plurinucleares (m), los núcleos individuales pueden hacerse haploides mediante meiosis (o-q) y pueden copular unos con otros (r) y formar así un zigoto (a) de forma endógena, del cual se desarrolla

dentro del parásito el esporonte (pansporoblasto). Estos primordios de espora son pues células intracelulares en las que nuevamente tienen lugar, intracelularmente, las formaciones de células en la membrana de la espora. Este tipo de pluricelularidad no es idéntico, ni morfológica ni fisiológicamente, a los tejidos simples o pluriestratificados de los mesozoos y metazoos, puesto que al final surge de nuevo el germen ameboide unicelular, y por ello no parece justificado clasificar los cnidosporidios con los animales que poseen

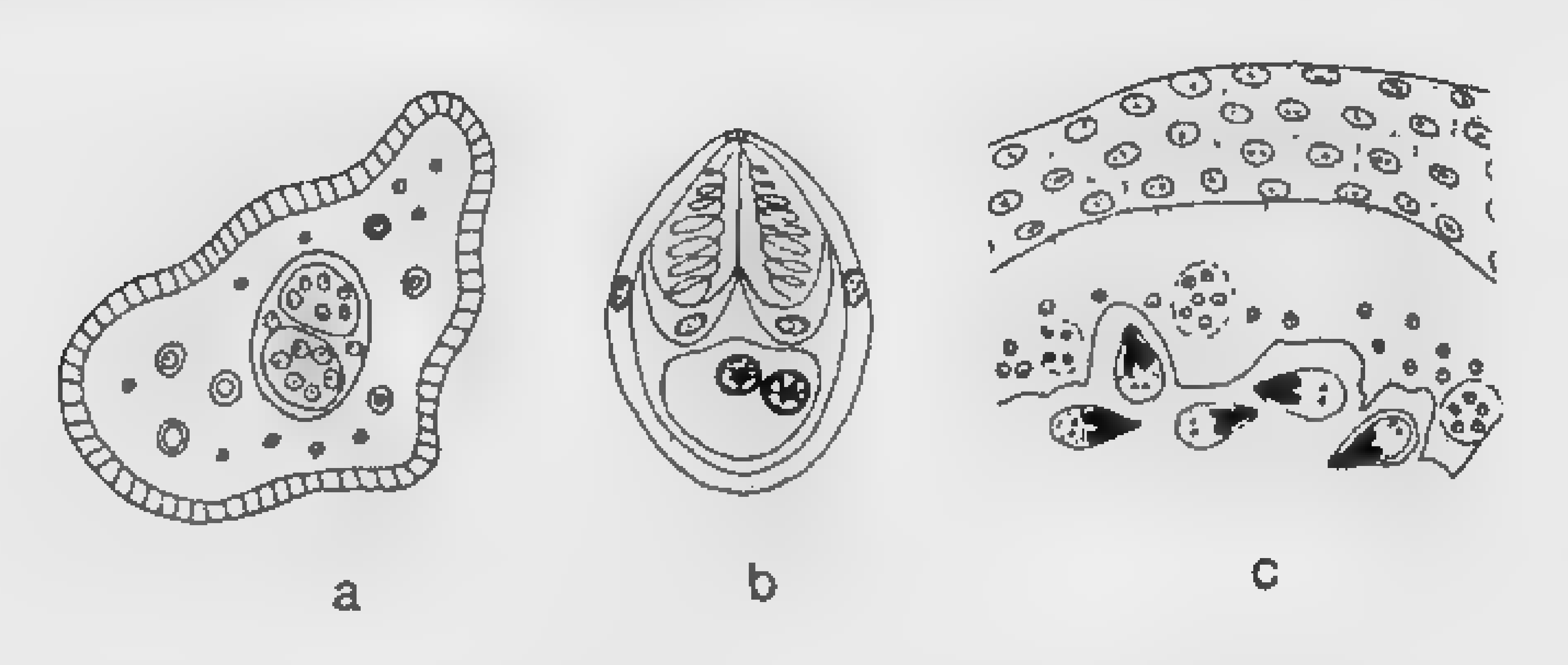


FIG. 66. **Mixosporidios. a** Esquema de **Myxobolus:** ectoplasma rayado, en el endoplasma núcleos vegetativos, 6 formaciones celulares endógenas = principio de los pansporoblastos, 1 pansporoblasto con 2 esporas en formación. **b** espora formada del género **Myxobolus:** germen ameboide con 2 núcleos, delante hay 2 cápsulas polares con filamentos polares enrollados. **c** *Myxosoma dujardini* en las hojas branquiales de las sardinas, percas de río, rutilos y carpas. Corte de un quiste, debajo de la epidermis branquial ectoplasma, luego endoplasma con núcleos vegetativos y 3 pansoporoblastos. En el lumen esporas terminadas.

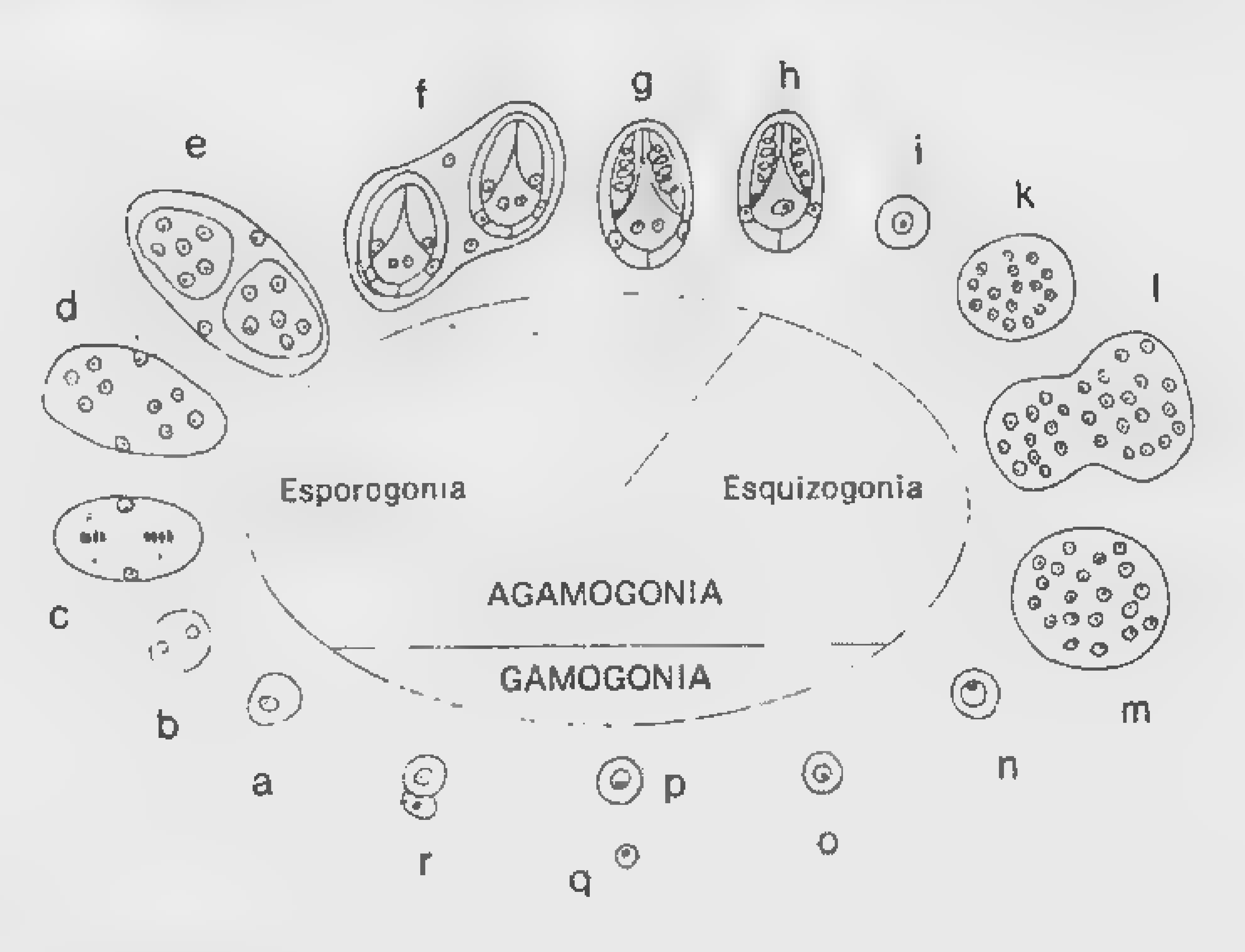


FIG. 67. **Mixosporidios.** Ciclo del género **Myxobolus.** Explicaciones en el texto.

tejidos. Algunos mixosporidios pueden producir en los peces que se utilizan como alimento humano enfermedades importantes desde el punto de vista económico; por ejemplo, *Myxobolus pfeifferi* produce bubones en los barbos y *Myxosoma cerebrale* produce el vértigo en las truchas.

Orden 2: Actinomixidios (Štolc 1899), fig. 68

Los actinomixidios (Gr. *aktis* = radio) son parásitos intestinales y de las cavidades del cuerpo en los oligoquetos, por ejemplo en Tubifex y en los sipuncúlidos. Son parásitos ameboides y plurinucleares que se presentan ya directamente como pansporoblastos, con formación de esporas en las que cada una tiene 3 cápsulas polares. Las esporas contienen generalmente ocho o más gérmenes mononucleares ameboides; sólo el género *Tetractinomyxon,* cuyo desarrollo se ve en el esquema de la figura 68, forma únicamente un germen ameboide en cada espora. Del zigoto mononuclear (a) se desarrolla la espora. Cuando se han formado 8 núcleos (b), tres de ellos se convierten en núcleos de las exósporas, uno se convierte en núcleo de la endóspora, tres se convierten en núcleos de tres cápsulas polares y un núcleo se convierte en el núcleo del germen ameboide (c). Este último se divide en 2 núcleos desiguales (d). El germen ameboide queda libre en el nuevo huésped (e). Los ac-

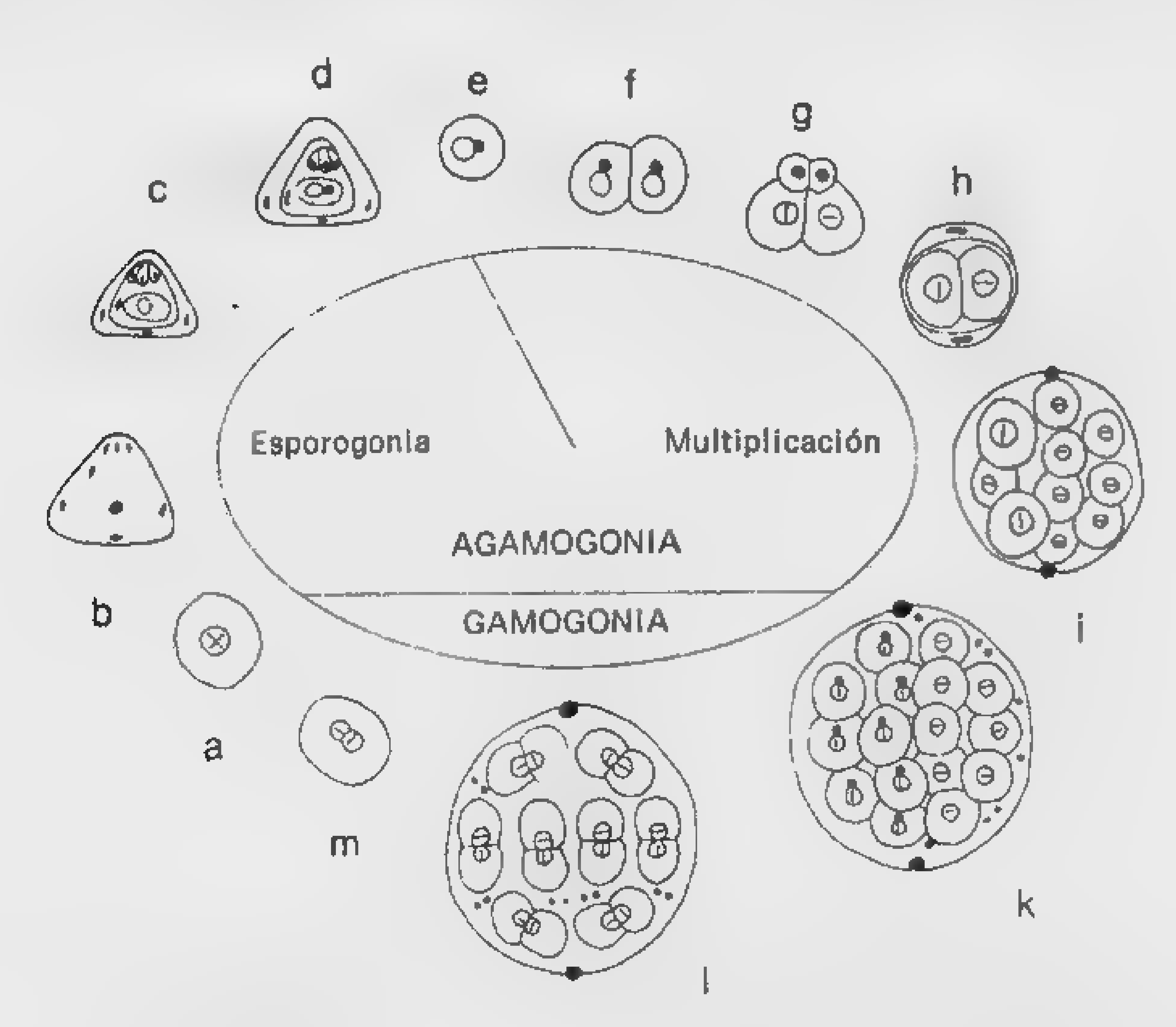


Fig. 68. **Actinomixidios.** Ciclo de *Tetractinomyxon intermedium*, de la cavidad del cuerpo del sipuncúlido *Petalostoma minutum*. Más explicaciones en el texto.

tinomixidios no se desarrollan, como los mixosporidios, en esquizontes, sino que se convierten inmediatamente en esporoblastos. Tras la primera bipartición del germen ameboide (f), los dos pequeños núcleos se convierten en los núcleos que forman la envoltura del pansporoblasto (g, h). Dentro del joven pansporoblasto (i), y a

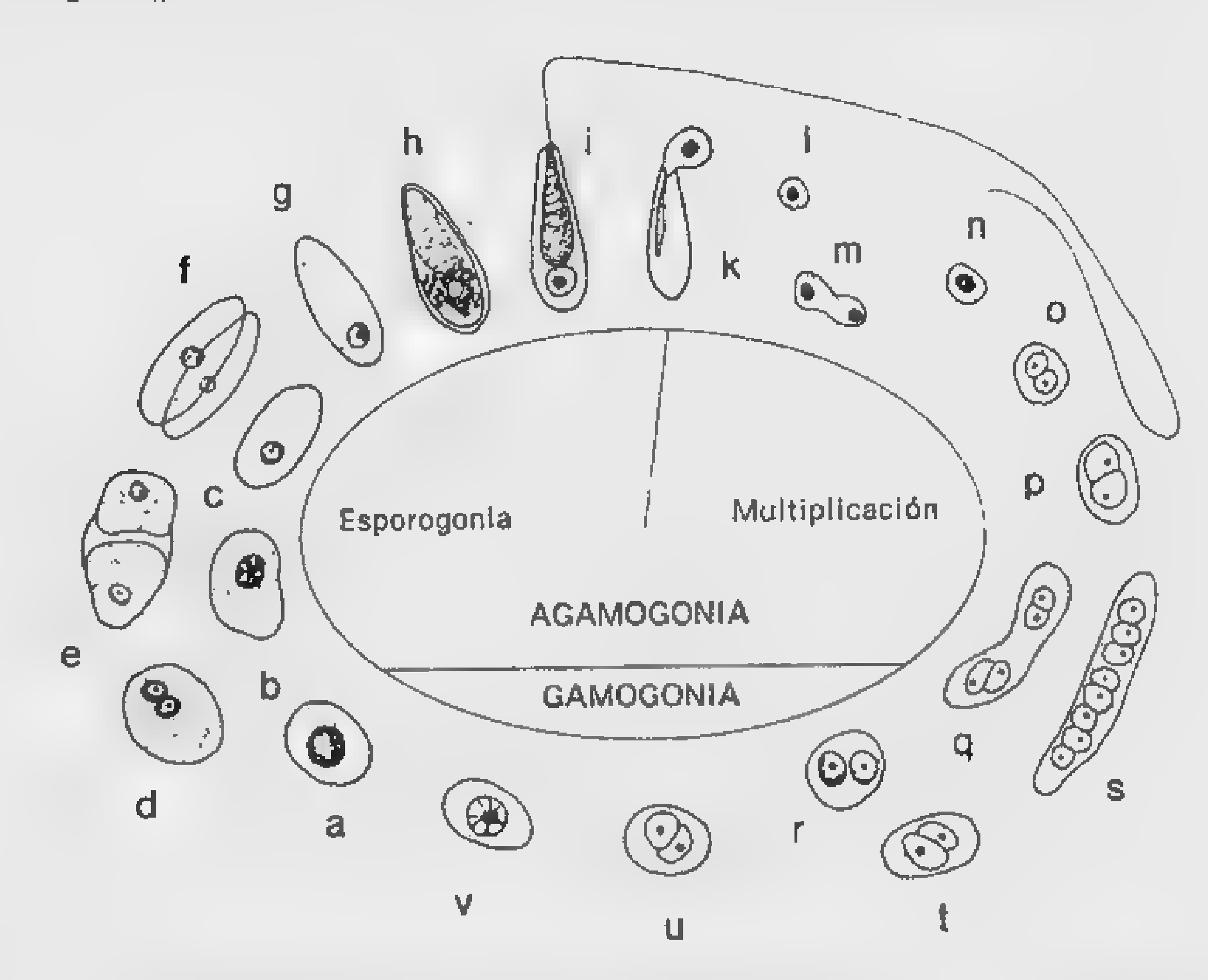


Fig. 69. **Microsporidios.** Ciclo de *Stempellia magna*, de los cuerpos grasos de las larvas de mosquito del género **Culex.** Explicaciones en el texto.

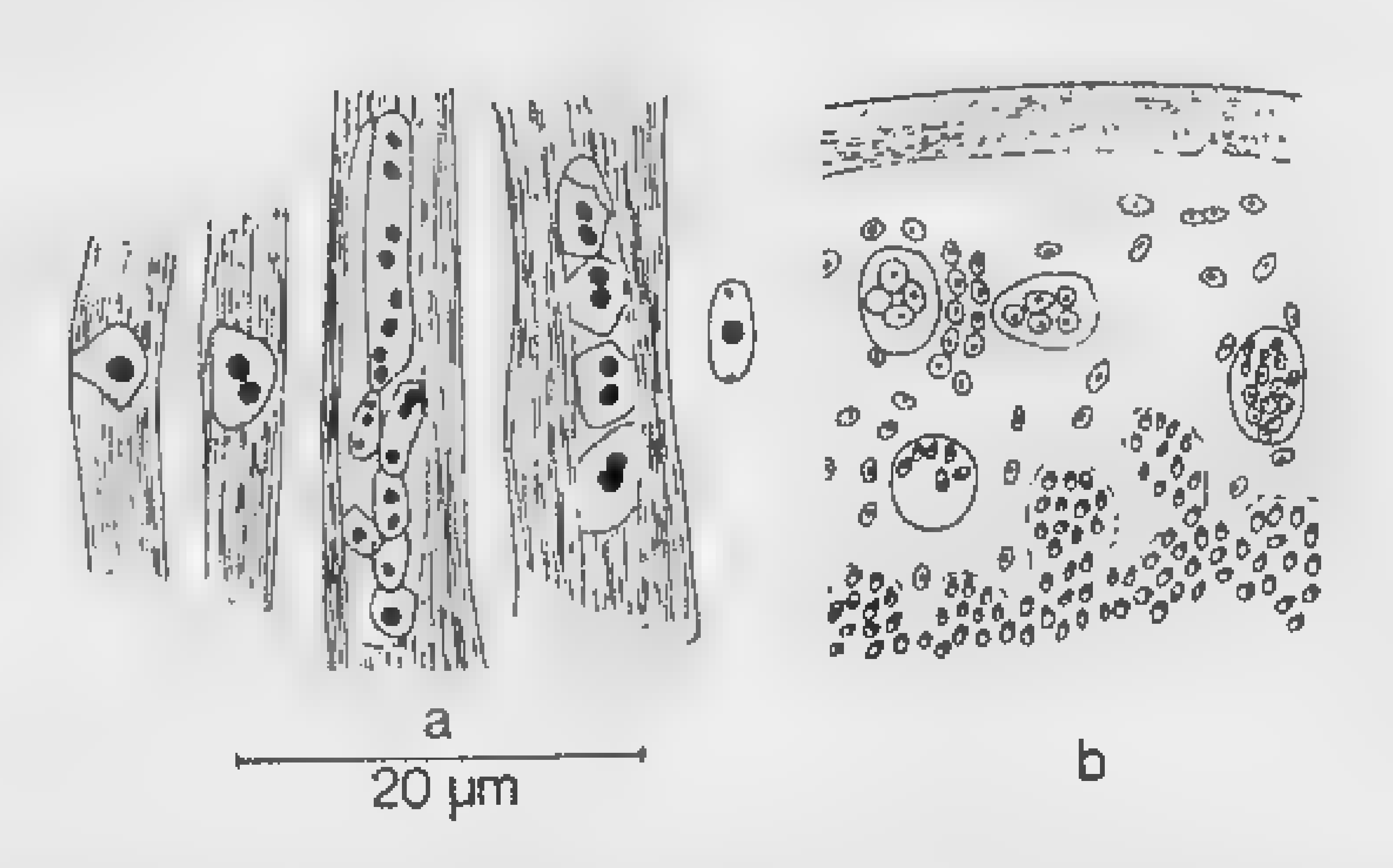


Fig. 70. **Microsporidios. a** *Nosema bombycis*, en los músculos del gusano de seda. Aumento 1000 ×. Crecimiento hasta formar un plasmodio plurinuclear, luego desintegración en fragmentos con dos núcleos de los cuales surgen las esporas mononucleares. **b** *Glugea anomala*, del espinoso. Corte de una célula del huésped del tejido conjuntivo subcutáneo, muy aumentada por la infección y con muchos núcleos, con pansporoblastos y esporas completas del parásito.

un ritmo desigual, tiene lugar la división de las dos células hasta haberse formado 8 células hijas en cada una (k), las cuales se convierten en gametos haploides (k) mediante la expulsión de un cuerpo residual de su núcleo; estos gametos copulan entre sí (l, m) y con ello forman 8 zigotos diploides (a).

Orden 3: Microsporidios (Balbiani 1882), figs. 69, 70

Los microsporidios (Gr. *mikros* = pequeño) son parásitos intracelulares corrientes entre los artrópodos y peces. En cada pansporoblasto se originan 1, 2, 4, 8 o más esporas que, junto al germen ameboide, sólo contienen una vacuola con el filamento polar. El pequeño tamaño del parásito ha motivado diversas interpretaciones de su desarrollo. La figura 69 muestra como ejemplo el desarrollo de *Stempellia magna*, de las larvas de mosquito del género *Culex*. El zigoto (a) se convierte en el esporoblasto, del cual sólo se desarrolla siempre una espora (b, c, g), o, después de una división nuclear (d), se originan 2 esporas (e, f). Por sucesiva división nuclear en el estadio (d) pueden también formarse 4 u 8 esporas. En la vacuola de la espora madura se encuentra el filamento polar enrollado (h), que es disparado en el intestino de un nuevo huésped (i). El germen ameboide que se desprende (k) atraviesa el intestino y emigra, a través de la sangre, hasta los cuerpos grasos de la larva de mosquito (l), donde, a través de estadios de cuatro (q) o más núcleos (s), finalmente se desprenden esporontes binucleados (r, t), cuyos núcleos llevan a cabo la cariogamia (u, v).

Del mismo modo transcurre el desarrollo de *Nosema bombycis*, el causante de la peligrosa enfermedad del gusano de seda, la pebrina (fig. 70 a). De los estadios mononucleares se originan en la musculatura formas plurinucleares y alargadas que se fragmentan en trozos binucleados que conducen a la formación de esporas. También en los microsporidios de los peces, por ejemplo en *Glugea anomala*, del espinoso, se ven estadios de multiplicación en las células de los tejidos conjuntivos, que aumentan mucho de tamaño hasta que al fin se encuentran principalmente sólo esporoblastos y esporas en las células del huésped, que se han engrosado como quistes (fig. 70 b).

Subclase 3: Haplosporidios (Caullery y Mesnil 1899), figs. 71, 72

Los haplosporidios (Gr. *haploos* = simple) constituyen un grupo heterogéneo en el que algunas especies recuerdan a los hongos inferiores. Su desarrollo no está aclarado todavía. En contraposición a los demás esporozoos, parece que la esporogonia se produce sin gamogonia previa, como lo demuestra el desarrollo de *Ichthyosporidium giganteum*, del labro *Crenulabrus melops* (fig. 71). El germen ameboide que surge de la espora (a) atraviesa el intestino

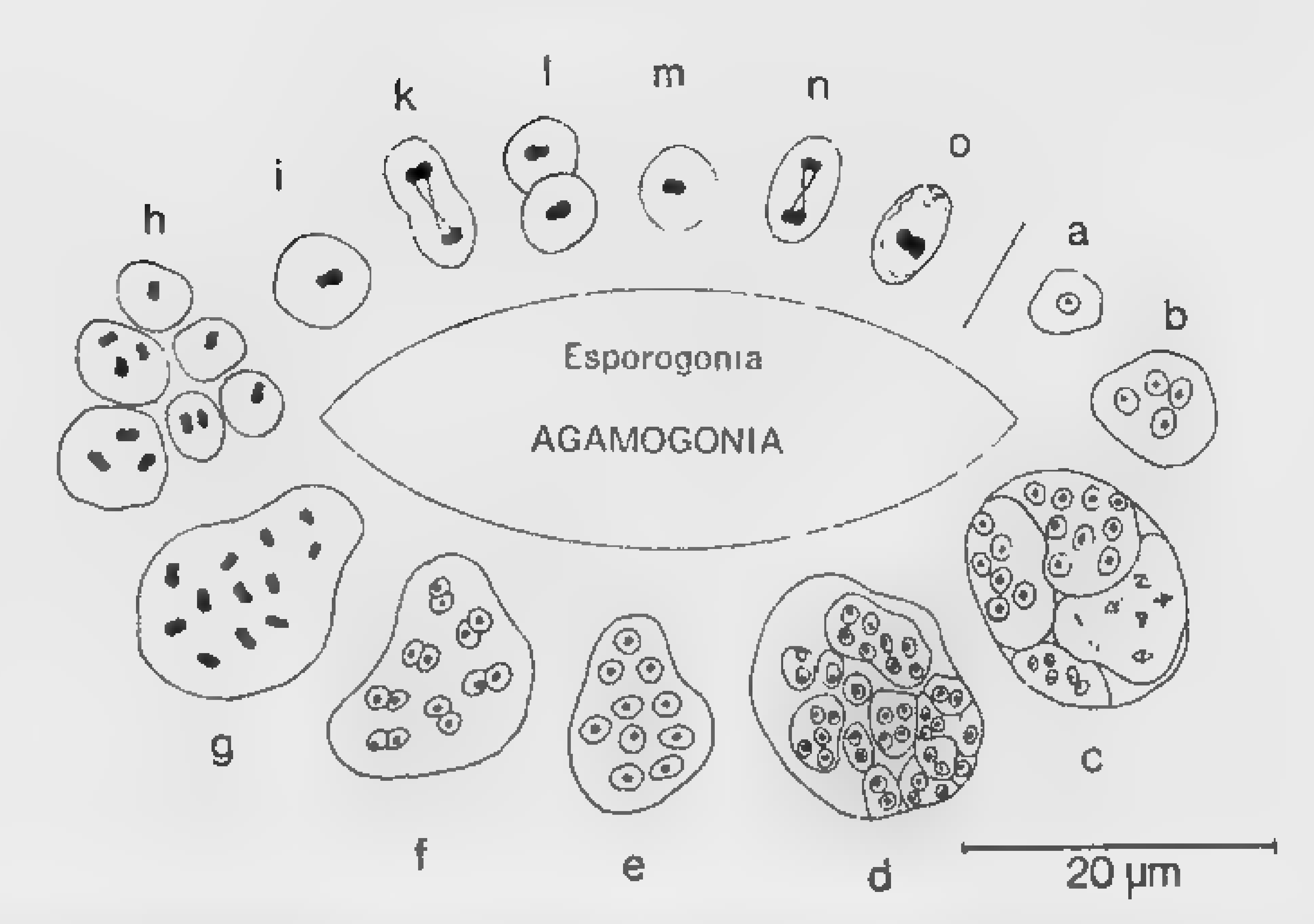


Fig. 71. **Haplosporidios.** Ciclo de *Inchthyosporidium giganteum*, del labro *Crenulabrus melops*. Explicaciones en el texto. Aumento 1000 ×.

y se dirige a diversos órganos, haciéndose plurinuclear mediante esquizogonia (b). Por plasmotomía se producen entonces varios plasmodios mononucleares (c, d), en los cuales los núcleos se agrupan por parejas (e, f) y pierden su membrana nuclear (g), lo cual no concuerda con la naturaleza de una célula de protozoo y recuerda los núcleos desnudos de las bacterias. La esporogonia se inicia, por el camino de la plasmotomía, mediante la desintegración

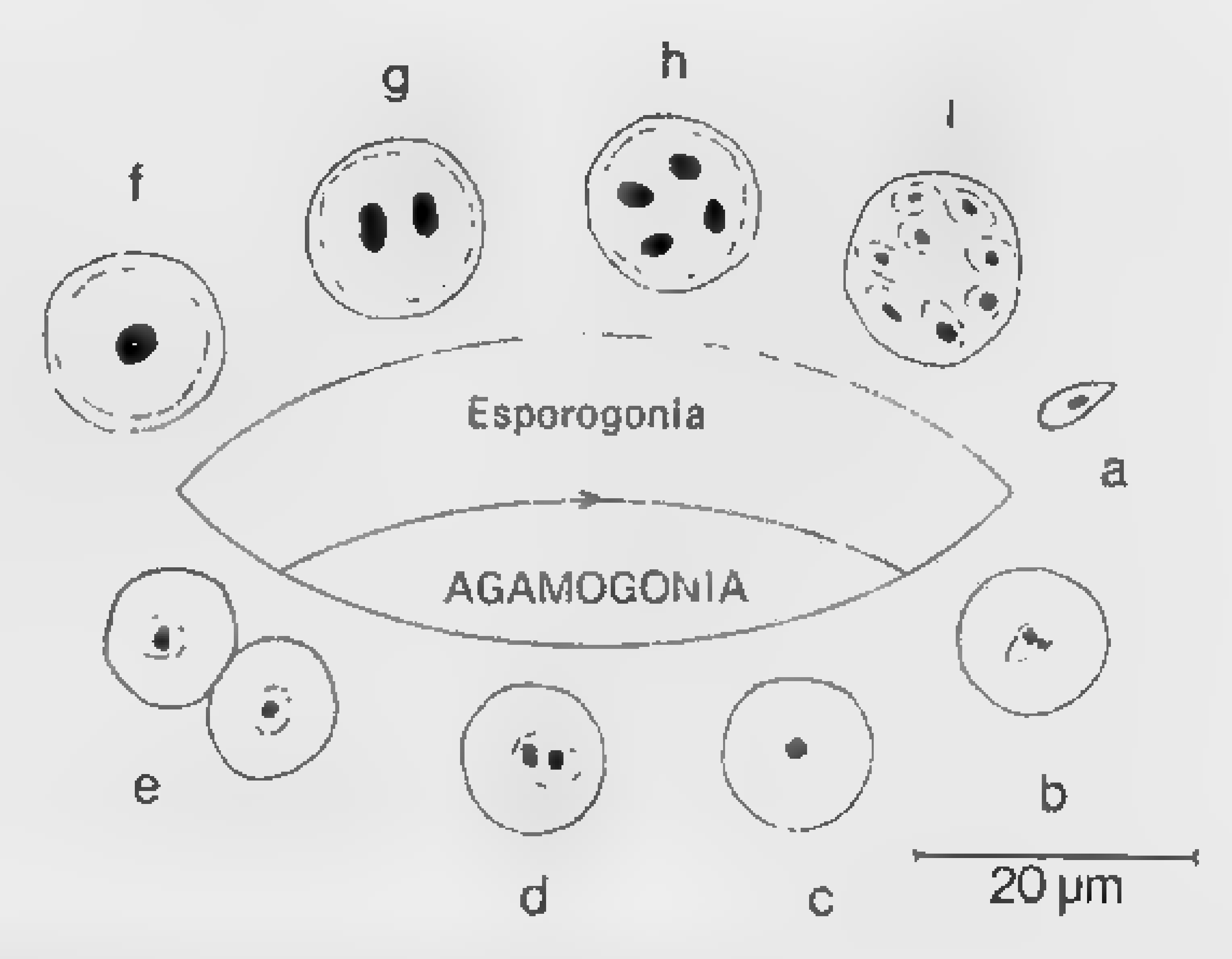


Fig. 72. **Haplosporidios.** *Pneumocystis carinii*, del pulmón de un lactante humano. Explicaciones en el texto. Aumento 750 ×.

en fragmentos con pares de núcleos (h, i). El esporonte así formado conduce, mediante sucesivas divisiones (k-n), a la formación de esporas (o).
En la medicina humana interesa *Pneumocystis carinii* (fig. 72) como agente de la pneumonía intersticial de los lactantes; conduce a la muerte por asfixia pues obstruye los bronquíolos y los alvéolos del pulmón. El germen ameboide que se libera de la «espora» (figura 72 a) se rodea de una envoltura mucosa de 7-10 µm y se multiplica por bipartición (b-e). En la esporogonia tiene lugar dentro de la envoltura gelatinosa un aumento de tamaño del parásito, que mide normalmente 1-2 µm, de forma que dicha envoltura va llenándose paulatinamente (f-h). En este esporoblasto se forman 8 esporas (i). Este estadio posibilita la diagnosis microscópica. Puesto que tanto en los esporoblastos de *Pneumocystis* como en los hongos se ha comprobado una coloración grampositiva, parece que también aquí el carácter estrictamente de protozoo es discutible. A pesar de que este parásito de vida siempre extracelular se ha encontrado en diversas especies animales, especialmente en los roedores, la transmisión experimental no se ha conseguido todavía.

Clase 4: Ciliados (Perty 1852) o Cilióforos (Doflein 1901)

Sistemática de los ciliados

Los ciliados, también llamados infusorios porque se desarrollan fácilmente en infusiones de heno, se caracterizan, lo mismo que los flagelados, por la posesión de orgánulos que con su batido producen movimiento. Los cilios son más cortos que los flagelos en relación con el cuerpo celular. Esta diferencia no es de principio, y en ello no ha cambiado nada el análisis estructural de dichos orgánulos de movimiento realizado con el microscopio electrónico. Por tal motivo se tomó como rasgo específico su dualismo nuclear, la presencia de un micronúcleo y un macronúcleo. Que la formación de un macronúcleo no es un carácter específico de los ciliados se demuestra, no obstante, por la presencia de macronúcleos también en los foraminíferos. Si bien la mayoría de los ciliados poseen un macronúcleo poliploide altamente desarrollado, otros poseen sólo macronúcleos diploides, igual que los foraminíferos, y algunas especies son plurinucleares lo mismo que los polimastiginos, sin dualismo nuclear. Estas especies se oponen, como protociliados, a los euciliados heterocarióticos. Algunos autores incluyen hoy a los protociliados homocarióticos con los polimastiginos, considerándolos como flagelados, sin tener en cuenta la definición original de cilio, pero en el sistema lagunar de la arena del mar se han encontrado también ciliados que por su estructura celular deben agruparse con otros euciliados pero que, como los protociliados, no poseen ningún macronúcleo, con lo cual el problema de los ciliados homocarióticos no quedaría resuelto con la inclusión de los protociliados en los flagelados.

Subclase 1: Homocariotas, Protociliados (Metcalf 1918), fig. 73

Como protociliados, o sea «primeros animales con cilios», designó Metcalf la familia de los Opalínidos, que son principalmente parásitos intestinales de los anfibios anuros pero que también se presentan ocasionalmente en los urodelos y en algunos reptiles y peces. Su cuerpo celular es completamente ciliado, holotrico, con los cilios dispuestos en hileras diagonales, más densos delante que atrás. Estos parásitos carecen de citostoma. Los opalinos poseen dos o muchos núcleos y su cuerpo celular es cilíndrico o aplanado. Estos rasgos conducen a la diferenciación de 4 géneros (véase fig. 73 a-d). El género **Stephanopogon** es también homocariótico, con núcleos iguales con un nucléolo. Este género no corresponde al tipo de los protociliados, sino que, con su citostoma situado en la parte anterior y sus triquitos, pertenece a la tribu de los protostomados de los gimnostomados holotricos, euciliados (fig. 73 e).

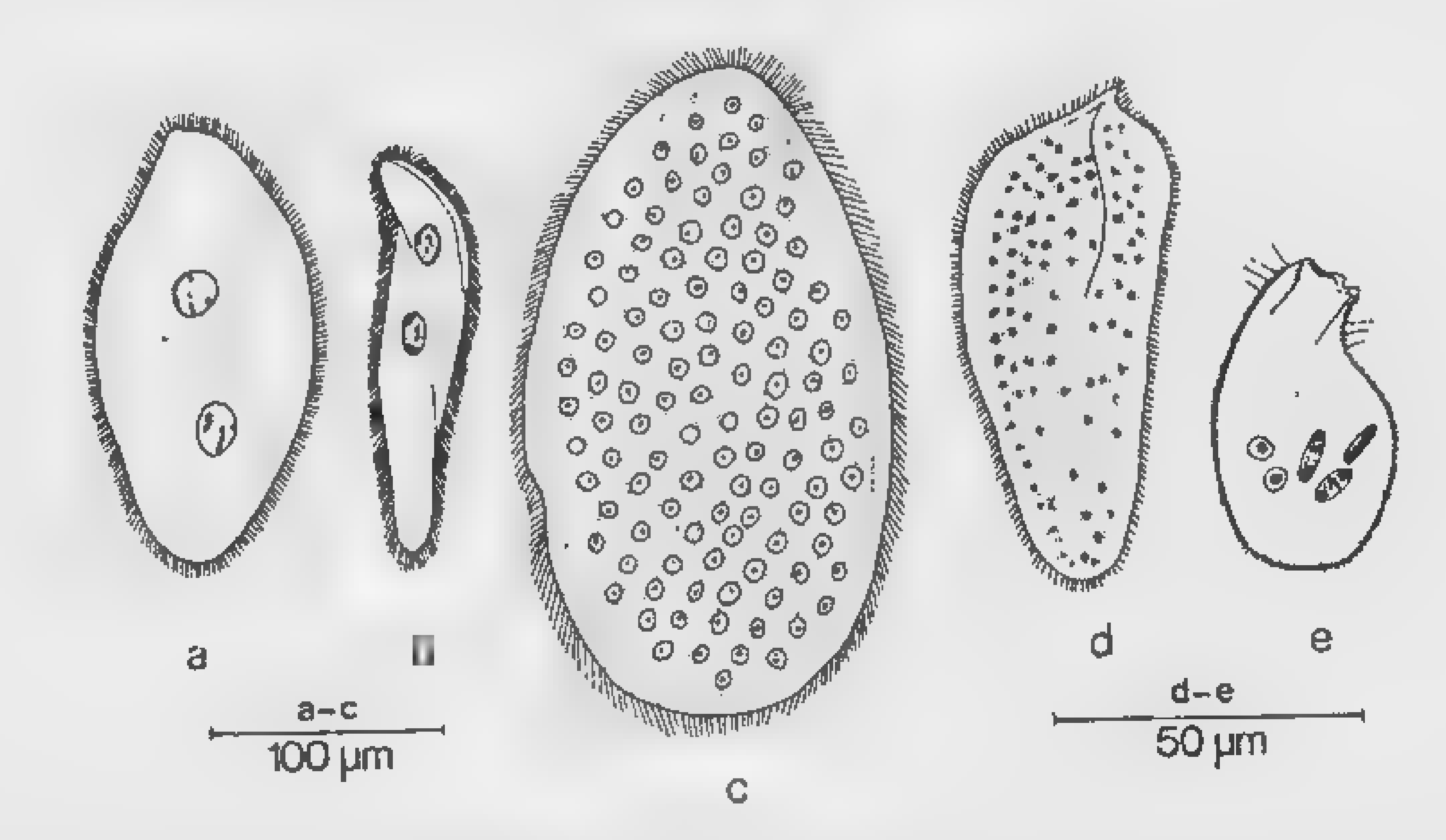


FIG. 73. **Ciliados homocarióticos sin macronúcleo.** a-c aumento 150 ×, d-e aumento 400 ×. a-d **Protociliados** a *Zelleriella elliptica*, del sapo *Bufo valliceps*, binucleado, cuerpo plano, **b** *Protoopalina intestinalis*, del opistocelo *Bombinator igneus*, binucleado, cilíndrico. **c** *Opalina ranarum*, de la rana verde *Rana temporaria*, plurinucleado, plano. **d** *Cepedea punjabensis*, de *Bufo melanostictus*, plurinucleado, cilíndrico. **e** *Stephanopogon mesnili* (**Holotricos,** Gimnostomados [protostomados]) en el sistema lagunar de la arena del mar (mesopsammon). Núcleos en parte en mitosis.

Subclase 2: Heterocariotas, Euciliados (Metcalf 1918), figs. 74-91

Los euciliados, los «ciliados verdaderos», poseen todos dualismo nuclear. En la mayoría de los casos el macronúcleo es poliploide, pero sin embargo unos pocos poseen un macronúcleo diploide. Con la excepción del género **Loxodes,** estas especies viven todas, como el género **Stephanopogon** carente de macronúcleo, en el mesopsammon, el sistema lagunar de la arena del mar. No obstante, para la sistemática de los euciliados heterocarióticos no es la estructura nuclear el factor decisivo, sino principalmente los cilios. También la situación y estructura del citostoma determinan la clasificación sistemática.

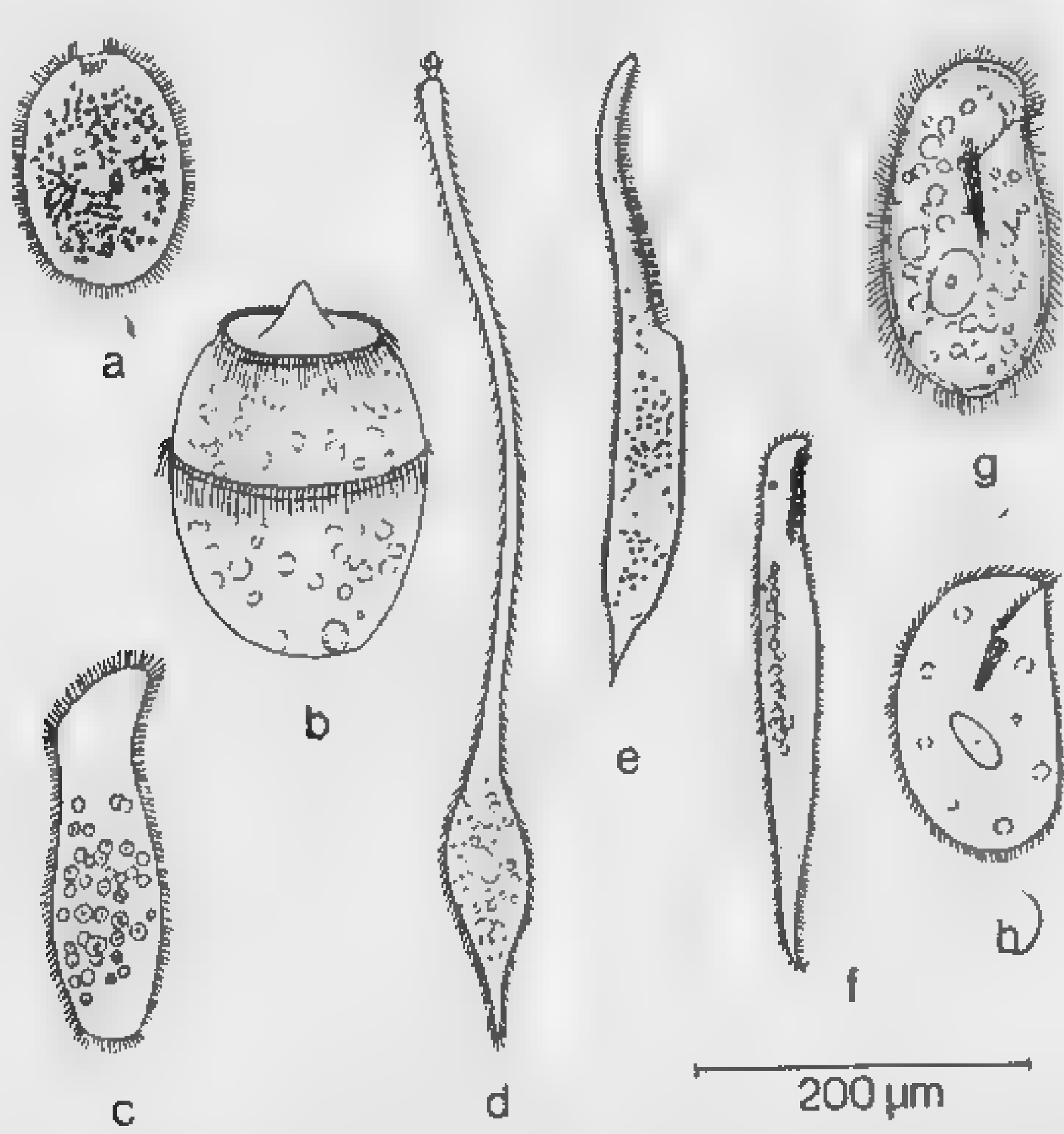


Fig. 74. **Holotricos, Gimnostomados.** Aumento 100 ×. a-d **Prostomados,** citostoma en la parte anterior. **a** *Prorodon ovum,* citostoma con enrejado, a menudo verde debido a las zooclorelas, en agua dulce entre las plantas. **b** *Didinium nasutum,* con 2 cinturones de cilios, depredador activo, en agua dulce. **c** *Spathidium spathula,* con abertura bucal anterior ancha, en agua dulce. **d** *Lacrimaria olor,* citostoma con triquitos sobre un largo cuello contráctil, en agua dulce entre las plantas. e-f **Pleurostomados,** citostoma en la estrecha parte ventral. **e** *Dileptus anser,* trompa con una hilera de cilios ventral reforzada, debajo el citostoma con tricocistos. En agua dulce, a menudo sobre las plantas. **f** *Remanella multinucleata,* extremo anterior en forma de pico, por lo general con vacuolas excretoras (corpúsculos de Müller), con esqueleto interno en forma de agujas, macronúcleos diploides, en suelos arenosos marinos. g-h **Hipostomados,** citostoma en el lado ventral ancho y plano. **g** *Nassula elegans,* citostoma con enrejado reforzado, delante una hilera de cilios reforzada, plasma diversamente coloreado por las vacuolas digestivas, en agua dulce estancada. **h** *Chilodonella cucullulus,* parecida a *N. elegans,* con enrejado recto, plasma hialino especialmente en la porción anterior, en agua dulce, por lo general entre algas filamentosas.

Orden 1: Holotricos (Stein 1859), figs. 74-81

Los holotricos (= completamente cubiertos de pelos), con su cubierta uniforme de cilios, pueden ser considerados como la forma básica de todos los euciliados. De ellos se derivan variaciones morfológicas por distribución parcial de los cilios, así como por aglutinación de los cilios de varias hileras, con lo cual se forman las membranelas y membranas (fig. 123 f) o los orgánulos para la locomoción, los cirros (figs. 86, 123 g). También todas las especies sin macronúcleo y con sólo un macronúcleo diploide son holotricas, como ya hemos dicho. El extenso orden de los holotricos comprende de los subórdenes de los gimnostomados, tricostomados, himenostomados, tigmotricos, astomados y apostomados.

Los **Gimnostomados** (= de boca desnuda) (figs. 74, 75) tienen un citostoma situado superficialmente, que se continúa en una citofa-

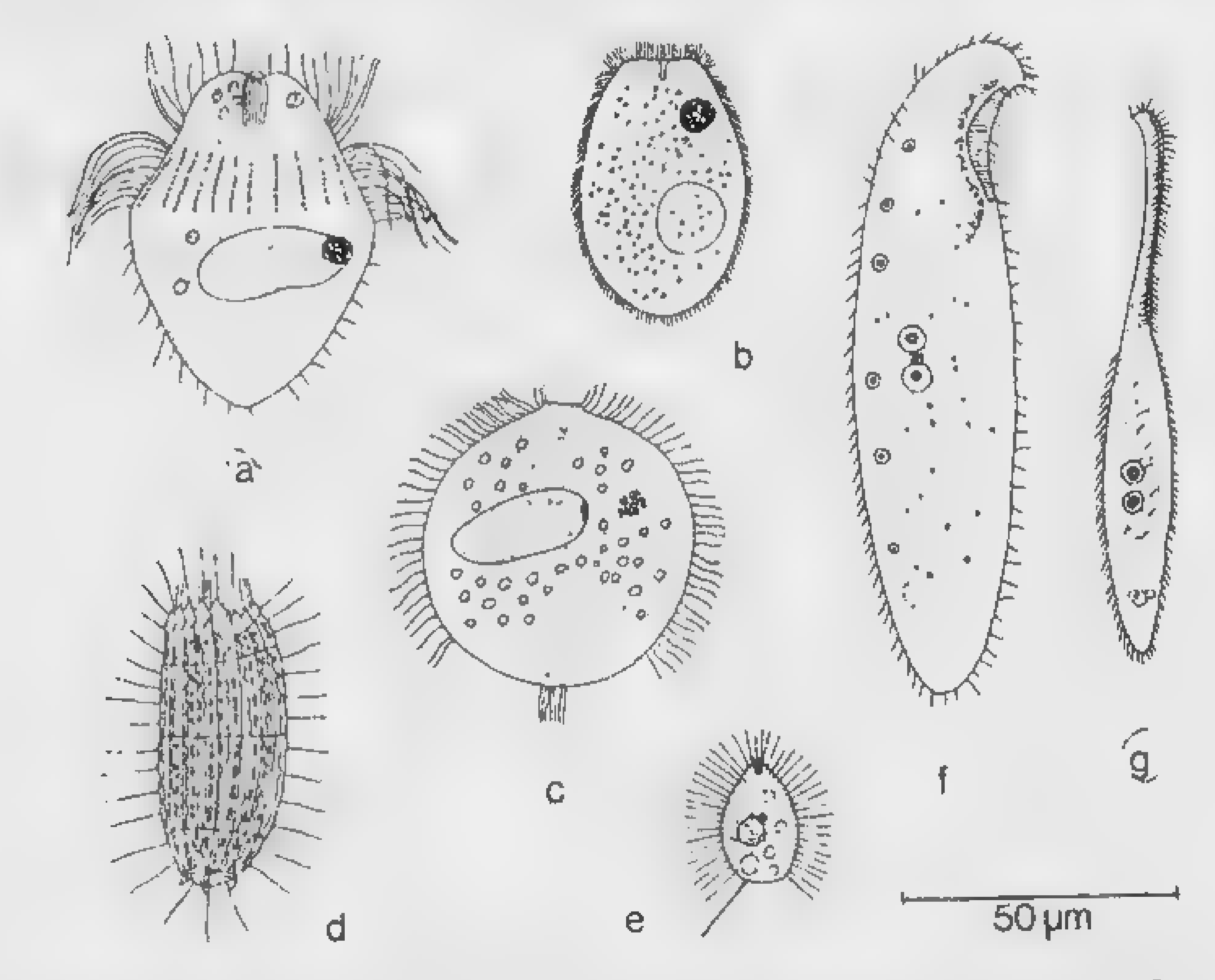


Fig. 75. **Holotricos, Gimnostomados.** Aumento 400 ×. a-e **Prostomados. a** *Askenasia faurei,* parecido a *Didinium,* citostoma reforzado con varillas, en agua dulce. **b** *Bütschlia parva,* cilios alrededor del citostoma, más fuertes delante, a menudo parásito en la panza de los rumiantes. **c** *Blepharosphaera intestinalis,* con penacho de cilios posterior, en el intestino ciego y en el intestino grueso del caballo. **d** *Coleps hirtus,* cuerpo cubierto de placas acorazadas ectoplasmáticas, en la parte anterior citostoma ancho, en agua dulce pútrida a menudo entre algas. **e** *Urotricha farcta,* detrás cerda táctil oblicua, el movimiento suele ser formando círculos, y luego a saltos. En agua pútrida, a menudo entre plantas. f-g **Pleurostomados. f** *Loxodes rostrum,* delante en forma de pico, por lo general con vacuolas excretoras, citostoma con un surco parecido a un peristoma. 2 macronúcleos diploides. Se alimenta de algas en la superficie de aguas pútridas. **g** *Lionotus fasciola,* la trompa sólo tiene cilios en un lado, citostoma ventral y tricocistos, en agua dulce a menudo entre las algas.

ringe. En ésta pueden estar incorporados toxicistos, que expulsan un veneno que paraliza la presa, o triquitos rígidos, bacilares, que rodean la faringe y la refuerzan formando un enrejado y que contribuyen al desmenuzamiento del alimento (fig. 74 a, g, h). Las especies que tienen el cuerpo redondo y el citostoma situado en la parte anterior se agrupan en la tribu **Prostomados** (figs. 74 a-d y 75 a-e). Los **Pleurostomados,** aplanados lateralmente, tienen el citostoma situado en el estrecho lado ventral (figs. 74 e-f y 75 f-g) y los **Hipostomados,** también planos, lo tienen situado en el lado ventral, ancho y aplanado (fig. 74 g-h).

Los **Tricostomados** (fig. 76) no tienen el citostoma en la superficie de la célula, sino en el fondo de una inflexión, el peristoma que, como indica el nombre de este suborden, se caracteriza por estar provisto de cilios simples que producen corrientes que atraen el alimento al citostoma. Los **Himenostomados** (figs. 77, 78, 93 e-g) poseen, como los tricostomados, un peristoma, pero en él los cilios no son simples, sino que están fusionados formando membranelas.

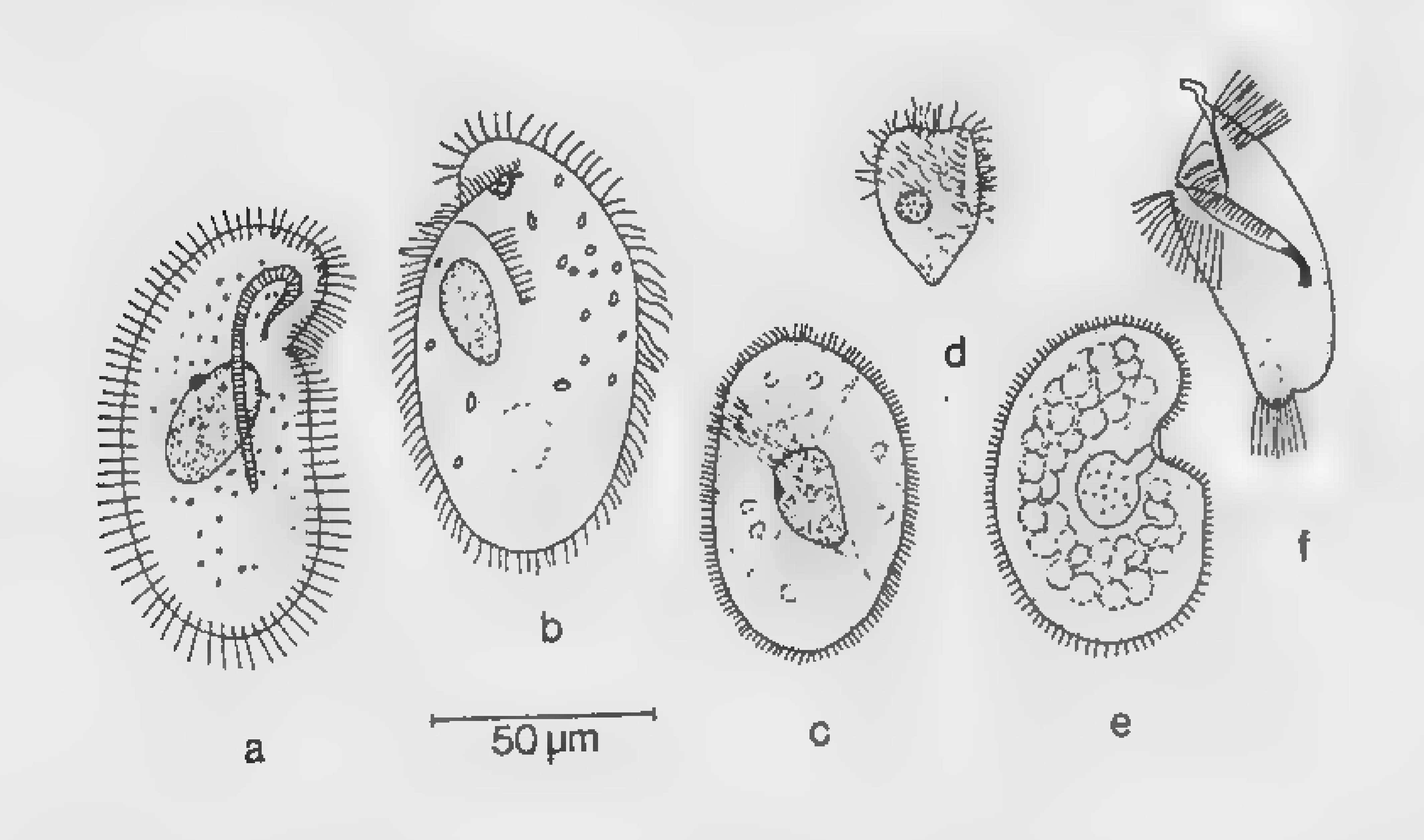


FIG. 76. **Holotricos, Tricostomados.** Aumento 300 ×. **a** *Plagiopyla nasuta,* aplanado dorsoventralmente con surco peristomial ventral largo que llega hasta la escotadura de la citofaringe ciliada. En agua dulce y en la superficie del barro. **b** *Paraisotricha colpoidea,* hendidura bucal ventral, delante una hilera de cilios fuertes, cuerpo celular con 19-20 hileras de cilios, en el intestino ciego del caballo. **c** *Isotricha prostoma,* todo él densamente ciliado, citostoma ventral tendiendo hacia atrás, macronúcleo grande, en la panza de los rumiantes. **d** *Cyathodinium piriforme,* con una «hendidura peristomial» grande, sin abertura bucal (pseudoperistoma), cubierto de cilios pero no densamente, en el intestino ciego del cobaya. **e** *Colpoda cuculius,* citostoma en forma de embudo con entrada formando un túnel, en agua pútrida, a menudo en infusiones de heno. **f** *Blepharocoris equi,* hendidura bucal en forma de profunda horquilla ventral con cilios y un proceso tentaculiforme, por lo demás la distribución de los cilios es zonal, en el intestino ciego del caballo.

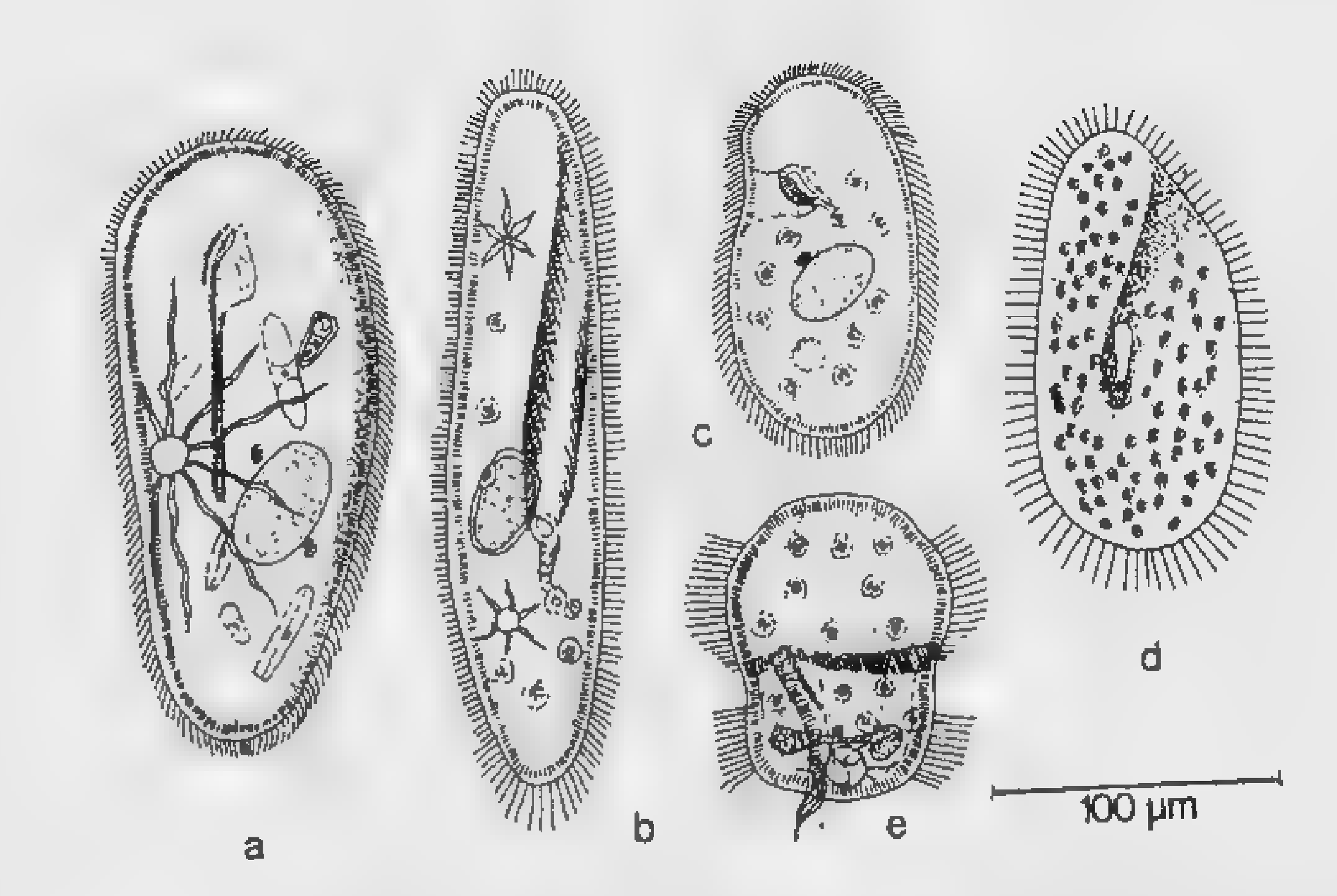


FIG. 77. **Holotricos, Himenostomados.** Aumento 200 ×. **a** *Frontonia leucas,* estructura bucal delante con amplio vestíbulo y formaciones membranulares, a continuación surco citofaríngeo no ciliado, numerosos tricocistos situados periféricamente en el plasma, a menudo con zooclorelas, come diatomeas. Entre plantas en el barro. **b** *Paramecium caudatum,* citostoma con membranas en el fondo de un profundo peristoma lateral, en el plasma tricocistos periféricos, los cilios de detrás más largos, con 2 vacuolas pulsátiles. Se alimenta de bacterias en aguas pantanosas y en infusiones. **c** *Colpidium colpoda,* reniforme, extremo anterior curvado, vestíbulo casi triangular, come bacterias en aguas pantanosas y en infusiones. **d** *Paramecium bursaria,* más corto y más ancho que *P. caudatum,* achaflanado por delante, casi siempre verde debido a las zooclorelas, en agua dulce. **e** *Urocentrum turbo,* en forma de tonel, con una zona de cilios anterior y otra posterior, detrás penacho de cilios, en la parte central del cuerpo citofaringe larga, natación rotatoria, en aguas pútridas.

Los **Tigmotricos** (fig. 79) son ciliados marinos que viven parásitos principalmente en la cavidad del manto de los moluscos. En la parte anterior, en lado izquierdo del cuerpo, hay una cantidad de cilios sensibles al tacto que constituyen una zona tigmotáctica que al entrar en contacto con el organismo huésped produce el batido de los cilios y con ello hace que el parásito se adhiera al huésped. El citostoma está situado en la mitad posterior del cuerpo o bien se forma en el extremo anterior una trompa chupadora mediante la cual el parásito se fija en el huésped.

Los **Astomados** (= sin boca) (fig. 80) son también parásitos. Viven principalmente en el lumen del intestino o en la cavidad del cuerpo, y ocasionalmente también como parásitos de los tejidos en los órganos de los oligoquetos. Como excepción, el género **Haptophrya** parasita a los anfibios. El cuerpo, completamente ciliado, carece de citostoma. Muchas especies forman una ventosa o esqueletos ex-

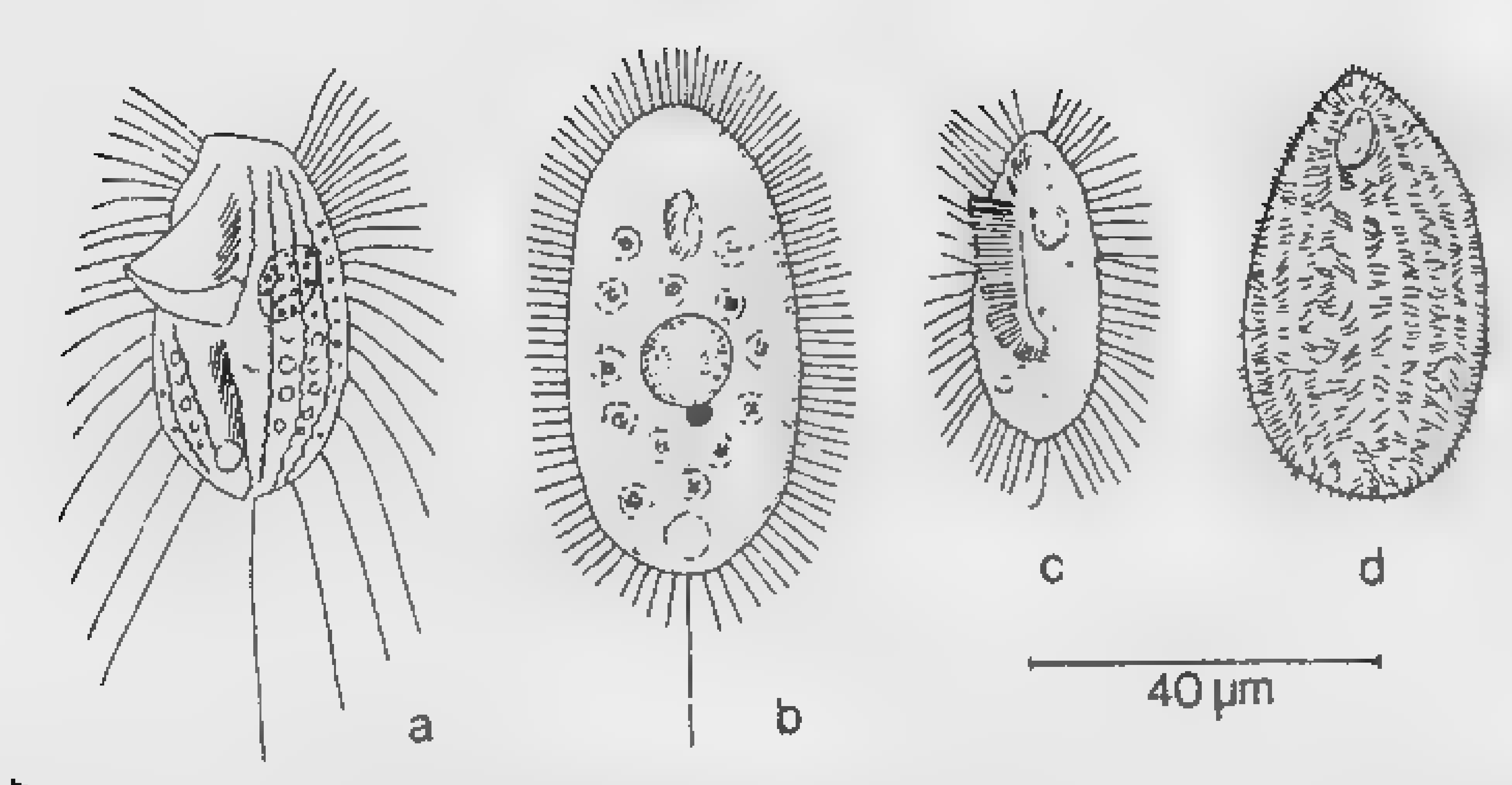


FIG. 78. **Holotricos, Himenostomados.** Aumento 500 ×. **a** *Cristigera media*, delante con una membrana en forma de vela junto al peristoma, cilios largos y cerda caudal, en agua de mar. **b** *Uronema marinum*, con cerda caudal fuerte, membrana en forma de vela sólo en el borde derecho y posterior del vestíbulo, a menudo en agua pútrida, marina o dulce (infusiones). **c** *Ctedoctema acanthocrypta*, con membrana en forma de vela que se alarga hasta el extremo del citostoma, tricocistos periféricos en el plasma. En agua dulce entre plantas. **d** *Tetrahymena pyriformis*, con vestíbulo pequeño provisto de membrana ondulante y 3 membranelas, a menudo sin micronúcleo, en agua dulce pútrida, también se ha encontrado en heces humanas.

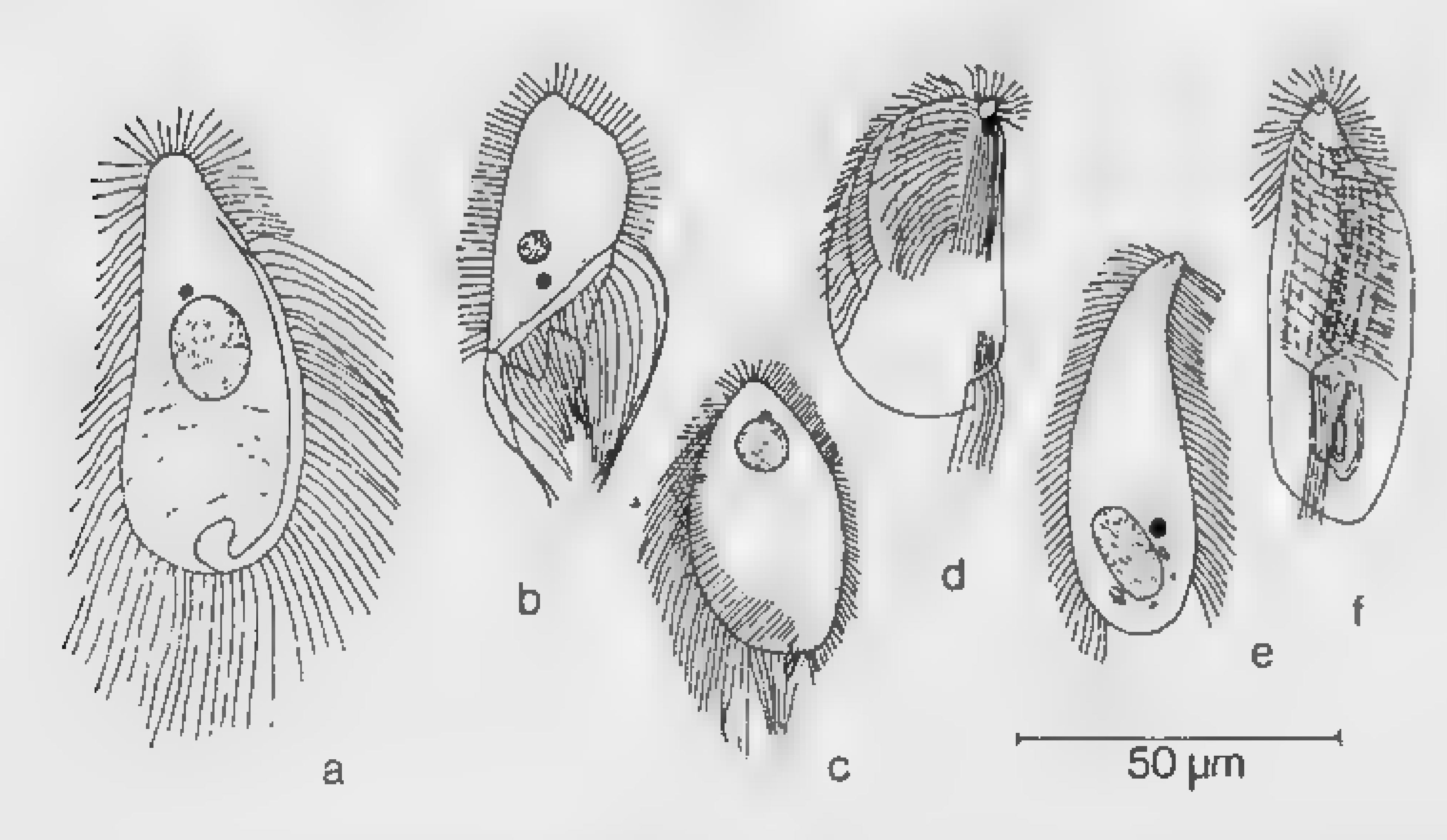


FIG. 79. **Holotricos, Tigmotricos.** Aumento 400 ×. **a** *Ancistruma japonica*, los cilios del lado derecho más largos que los del lado izquierdo, citostoma posterior, en la cavidad del manto de varios moluscos marinos. **b** *Plagiospira crinita*, peristoma en espiral en la parte central del cuerpo, en los moluscos *Cardita Calyculata* y *Loripes lacteus*. **c** *Ancistrina ovata*, con 15-18 hileras de cilios paralelas a la formación peristomial lateral marcada por dos hileras de cilios adorales, en la cavidad del manto de *Benedictia limneoides*, entre otros. **d** *Hypocomides mediolariae*, con trompa chupadora y unas 23 hileras de cilios, en las branquias de *Mediolaria marmorata*. **e** *Hypocomalgama pholadidis*, con trompa chupadora y 25 hileras de cilios, en el epitelio de las branquias y tentáculos de *Pholadidea penita*. **f** *Isocomides mytili*, con trompa chupadora, delante 14-18 hileras de cilios, en las branquias del molusco *Mytilus edulis*.

ternos para adherirse al huésped. Estos últimos pueden presentarse intracelularmente y entonces sólo tienen función de sostén. La multiplicación se realiza mediante gemación terminal (fig. 95 a).

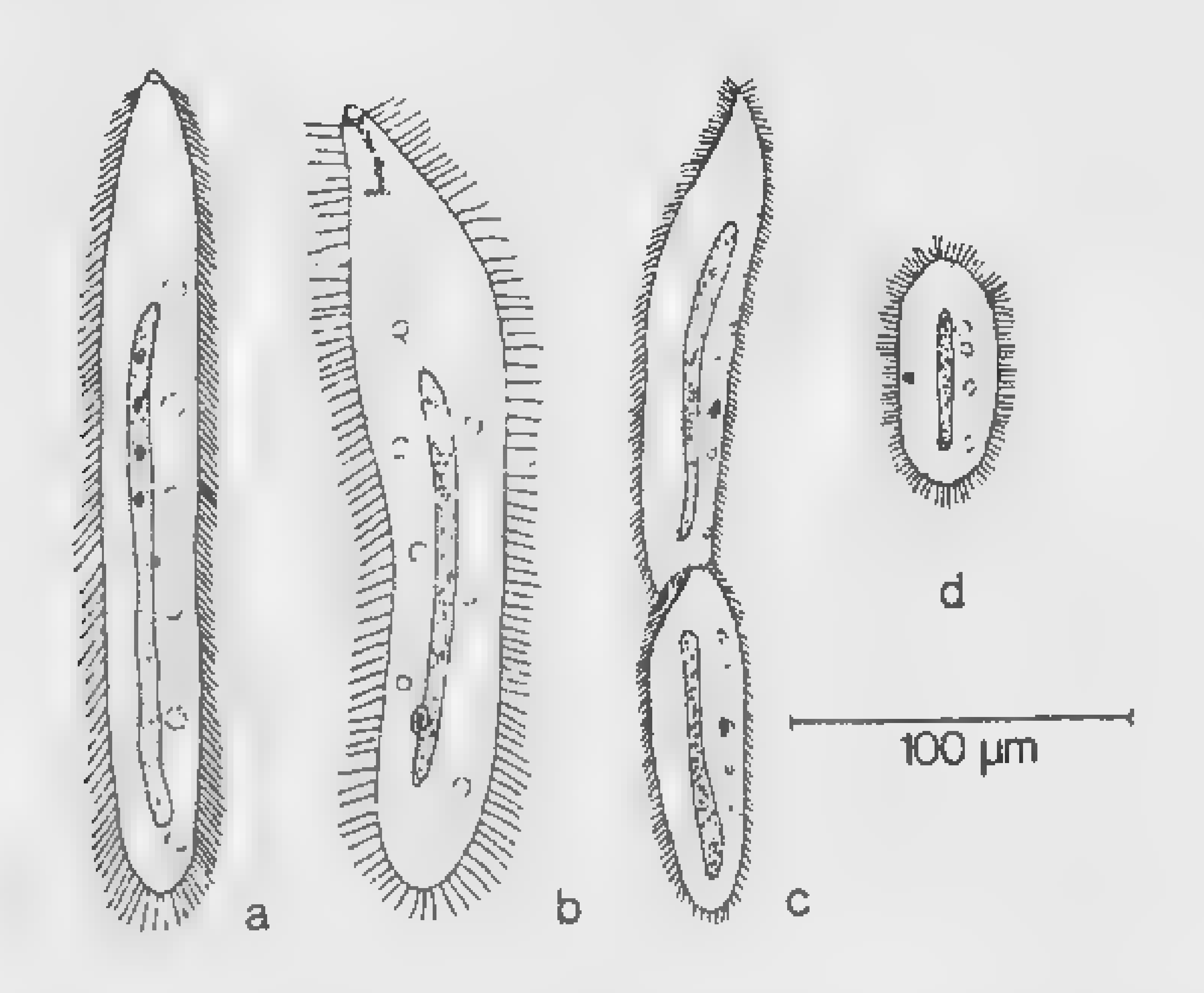


FIG. 80. **Holotricos, Astomados.** Aumento 200 ×. **a** *Bütschliella ophelia*, macronúcleo cintiforme, 10 hileras de cilios, delante casquete carente de cilios, en el poliqueto *Ophelia limacina*. **b** *Intoshellina poljansky*, macronúcleo alargado, hileras de cilios en espiral, en el extremo anterior esqueleto en forma de fíbula, en el intestino del oligoqueto *Limnodrilus arenarius*. **c** *Protoradiophrya fissispiculata*, estadio de división, delante y lateralmente esqueleto espiculiforme en el plasma, en la porción anterior del intestino de *Styloscolex* sp. **d** *Anoplophrya marylandensis*, sin esqueleto, cilios en hileras longitudinales, en el intestino de la lombriz de tierra *Lumbricus terrestris* y del oligoqueto *Helodrilus caliginosus*.

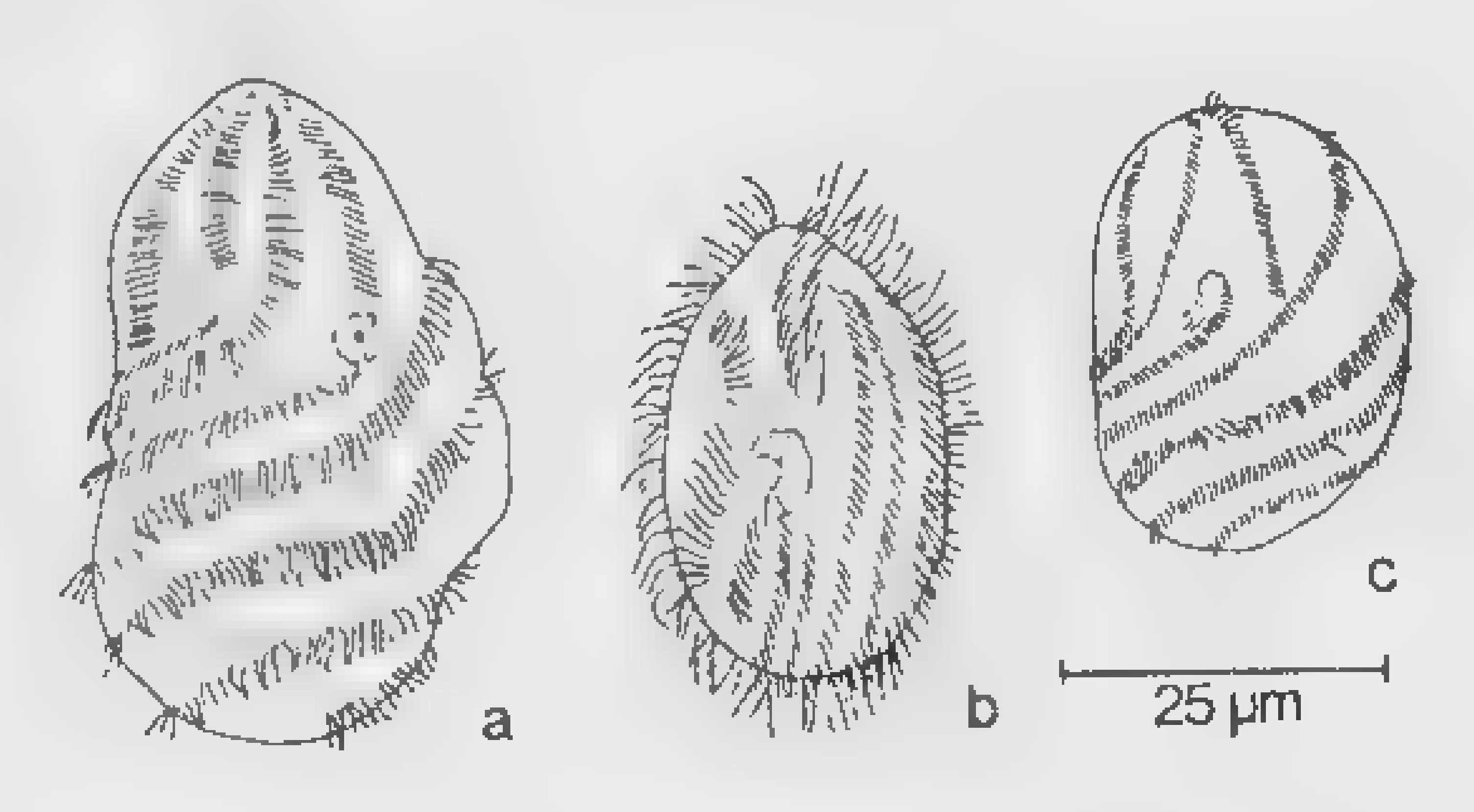


FIG. 81. **Holotricos, Apostomados.** Aumento 600×. **a** *Synophrya hypertrophica*, vista ventral de un joven trofonte, del caparazón de los cangrejos (exuvias) *Carcinus maenas* y las especies de *Portunus*. **b** *Spirophrya subparasitica*, lado ventral del tomito con zona de cilios tigmotáctica lateral respecto de la estructura bucal. Parásito del copépodo *Idya furcata*. **c** *Gymnodinioides inkystans*, vista ventral del trofonte, en el caparazón del cangrejo ermitaño (*Eupagurus*).

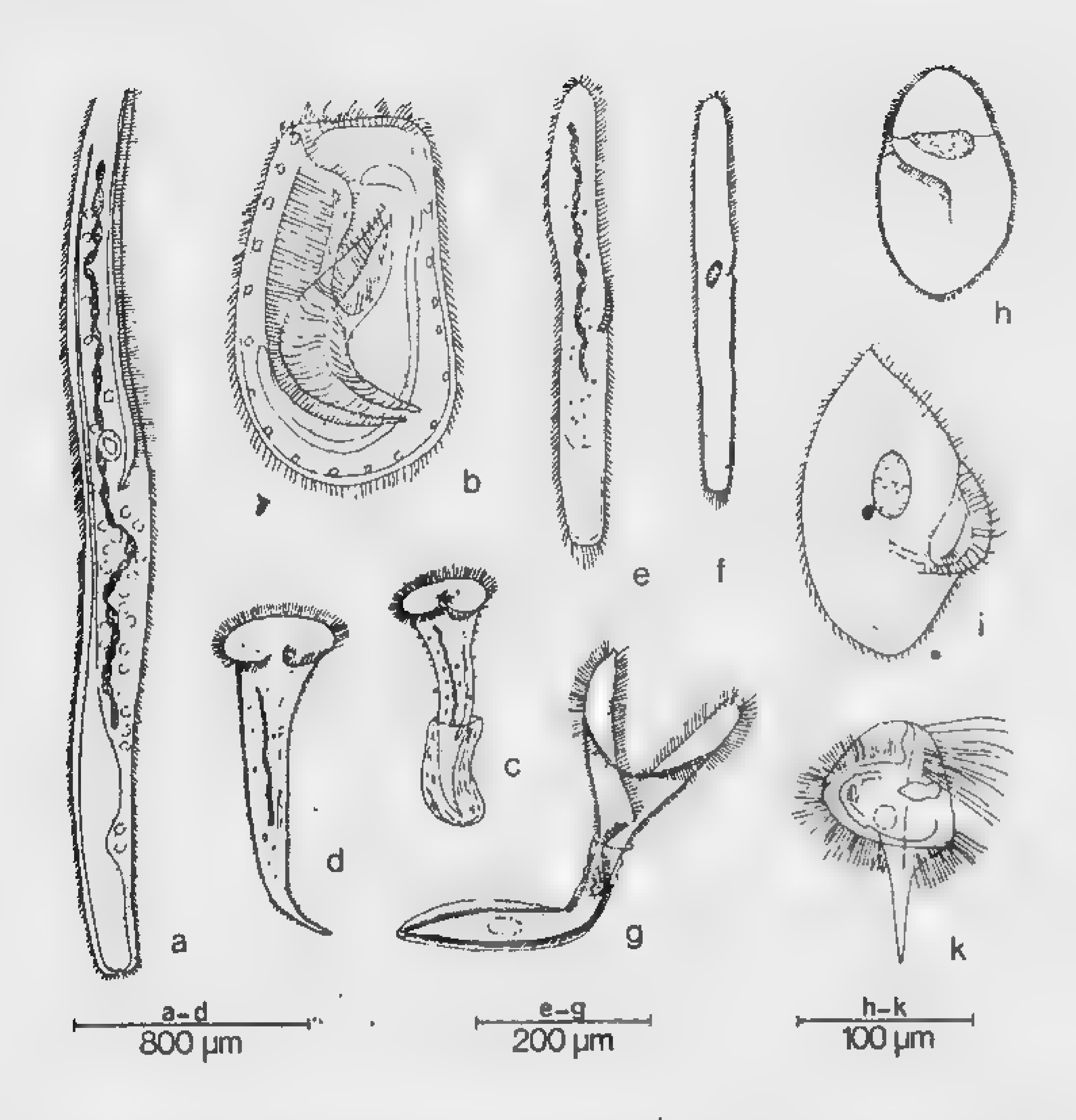


FIG. 82. **Espirotricos, Heterotricos.** a-d aumento 25 ×, e-g aumento 75 ×, h-k aumento 150 ×. **a** *Spirostomum ambiguum*, delante con zona de membranelas adoral, superficie rayada en espiral, macronúcleo en forma de cadena, cuerpo muy contráctil, en agua pantanosa pútrida a menudo se presenta en masas, tamaño de más de 2 mm. **b** *Bursaria truncatella*, peristoma con zona de membranelas con una hendidura sacciforme profunda delante, en el fondo con un vestíbulo infundibuliforme curvado, puede alcanzar un tamaño de más de 1 mm, en agua pantanosa. **c** *Stentor roeseli*, delante zona peristomial ancha con zona de membranelas, al fijarse puede formar tubos gelatinosos, macronúcleo en forma de cordón, en agua dulce, especialmente entre plantas. **d** *Stentor polymorphus*, por lo general coloreado de verde debido a zooclorelas, macronúcleo en forma de cadena, cuerpo celular también contráctil, en estacas y plantas en agua dulce. **e** *Spirostomum intermedium*, macronúcleo en forma de cadena. **f** *Spirostomum teres*, algo menor que *S. intermedium*, ocasionalmente con zooclorelas, macronúcleo elíptico-compacto, también en agua dulce pútrida. **g** *Folliculina moebiusi*, peristoma con zona de membranelas en forma de ala, con caparazón pseudoquitinoso, marino. **h** *Nyctotherus ovalis*, en la parte ventral un vestíbulo infundibuliforme largo, macronúcleo fijado por fibrillas, vacuola pulsátil detrás, en el intestino de la cucaracha *Blatta orientalis*. **i** *Blepharisma lateritium*, aplanado, con membrana ondulante en el borde peristomial derecho, plasma teñido de color rojizo, en agua dulce especialmente entre plantas. **k** *Caenomorpha medusula*, aplanado, campaniforme, con púa terminal, cilios largos en el borde externo de la campana, en el interior zona de membranelas adoral y en espiral, en agua dulce estancada.

Los **Apostomados** (fig. 81) son parásitos principalmente de cangrejos marinos; sus cilios están dispuestos en hileras espirales en dirección dextrógira, y presentan una zona oral especialmente ciliada. Los apostomados experimentan una metamorfosis. Como tomito (figuras 81 b, 95 d) son ciliados de vida libre. Cuando se fijan a su huésped se convierten en forontes al formar una envoltura del quiste de la que sale luego la forma vegetativa parásita, el trofonte (figs. 81 a, c, 95 b). Cuando el trofonte adulto inicia la multiplicación (fig. 95 c) recibe el nombre de tomonte. Las yemas ciliadas terminales que se desprenden del trofonte son las formas iniciales de vida libre, los tomitos (fig. 95 d).

Orden 2: Espirotricos (Bütschli 1889), figs. 82-86

Los espirotricos (= con pelos en espiral) tienen una hilera de membranelas que va desde el polo anterior hasta el citostoma, en dirección dextrógira, y que constituye la zona de membranelas. Las membranelas son plaquitas colocadas en posición transversal y formadas por la fusión de cilios. Los espirotricos comprenden los subórdenes de los heterotricos, oligotricos, entodiniomorfos, odontostomados e hipotricos.

Los **Heterotricos** (fig. 82, fig. 1 c-d), que tienen pelos de distribución diversa, poseen además de la zona adoral de membranelas muy desarrollada una cubierta de cilios uniforme que por lo general recubre todo el cuerpo celular redondeado. Los **Oligotricos** (= con poco pelo) (fig. 83) no poseen cilios, a excepción de la zona adoral de membranelas, o bien poseen sólo unos pocos cilios o cerdas rígidas. La zona peristomial se halla siempre en el extremo anterior, que es achatada. Los **Entodiniomorfos** (fig. 84), que reciben su nombre del género *Entodinium*, son parásitos intestinales de mamíferos herbívoros. Se desarrollan de forma masiva en el lugar de fermentación de la celulosa, la panza y la redecilla de los rumiantes, así como en el ciego y en el intestino grueso de los solípedos. La zona adoral retráctil, en espira dextrógira, formada por la fusión de cilios, origina una fuerte corriente de alimento y forma membranelas en el fondo del embudo bucal. Fuera de las zonas de cirros adicionales existentes en algunas especies, la película carece de cilios, como en los oligoquetos; está reforzada por estructuras fibrilares internas y a menudo está provista de prolongaciones a modo de lóbulos y espinas. Estucturas fibrilares reticulares especiales del cuerpo celular, las placas esqueléticas, sirven al mismo tiempo como lugar preferido para el almacenamiento de hidratos de carbono. Si bien a menudo la corriente atrae grandes partículas nutritivas, los ciliados no toman parte en la fermentación de la celulosa, sino que dependen del contenido en almidón del alimento. Los **Odontostomados** o **Ctenostomados** (= boca con dientes o peines) (fig. 85) son ciliados pequeños, aplanados lateralmente, que

poseen cilios largos dispuestos en pocas hileras o grupos, especialmente en el extremo posterior. La zona adoral, que sólo tiene 8 membranelas por lo general, se halla en una fosa en forma de cápsula abierta, hacia la parte ventral. La película, reforzada como una coraza, a menudo presenta detrás prolongaciones a modo de espinas. Son ciliados que viven en el fango pútrido de aguas dulces, que contiene ácido sulfhídrico. Los **Hipotricos** (= con pelos debajo) (fig. 86) sólo tienen cilios en la parte ventral, éstos están fusionados formando cirros. En la parte dorsal de estos espirotricos aplanados sólo hay algunas cerdas táctiles. El peristoma con las membranelas adorales también se encuentra en la parte ventral.

Orden 3: Peritricos (Stein 1859), figs. 87-89

Los peritricos (= pelos alrededor) poseen una zona de cilios adoral formada por dos hileras paralelas de cilios que, en dirección levógira, dan la vuelta alrededor de la zona peristomial, que se encuentra en el extremo anterior achatado y que en espiral abierta conduce a un vestíbulo o cavidad peristomial en forma de embudo o de tubo que precede al citostoma. La hilera externa de cilios de la zona adoral está fusionada formando una membrana. Los peritricos son ciliados que por lo general están fijos por su extremo posterior o por un pedúnculo (suborden **Sésiles**). Sólo unos pocos son secun-

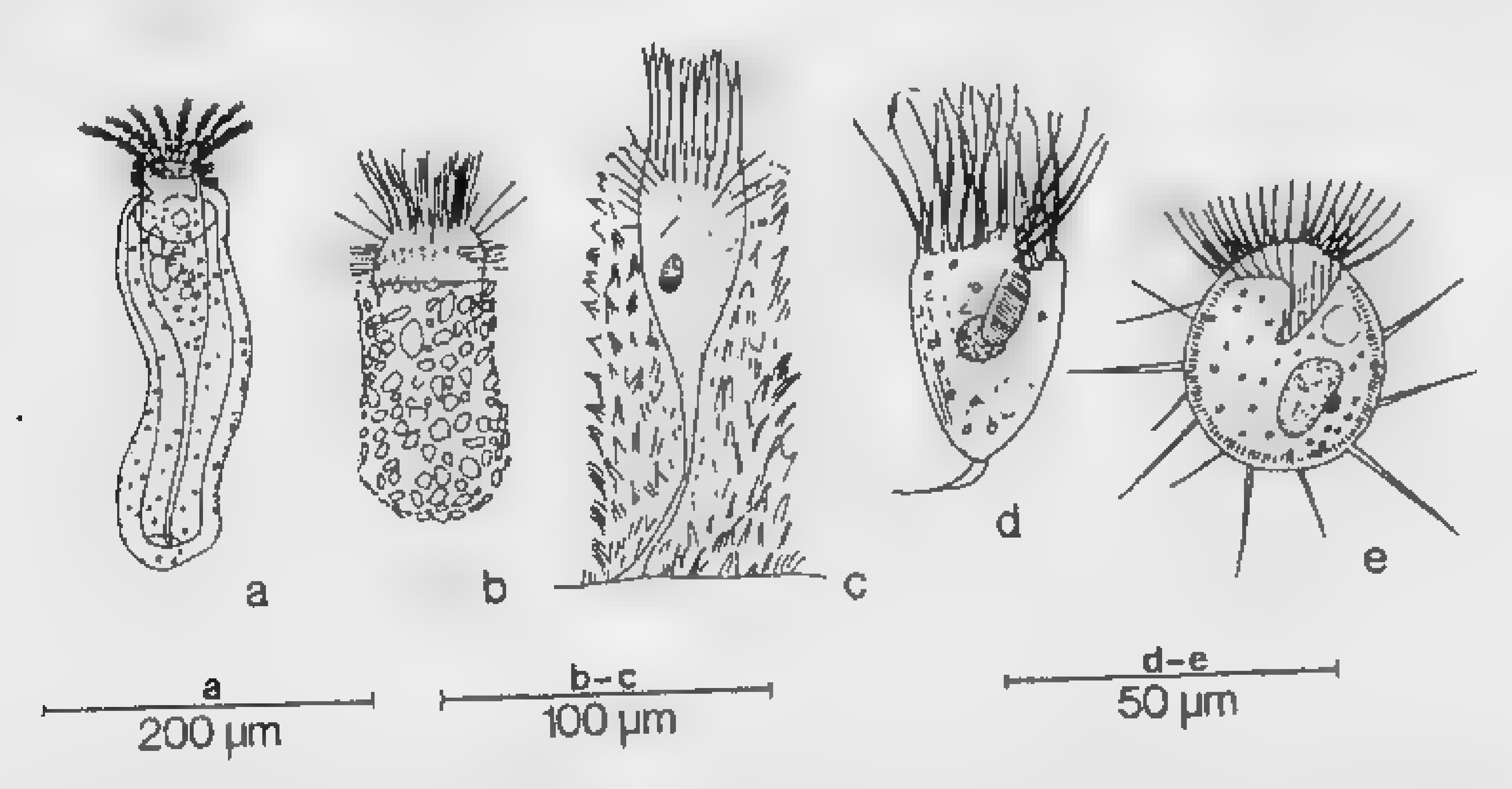


FIG. 83. **Espirotricos, Oligotricos.** a aumento 100 ×, b-c aumento 200 ×, d-e aumento 400 ×. **a** *Tintinnidium fluviatile*, con extremo posterior contráctil en forma de pedúnculo, fijo dentro de una envoltura gelatinosa, zona de membranelas adoral plumulosa, en la superficie de grandes lagos de agua dulce, raramente fijo. **b** *Codonella cratera*, envoltura con cuerpos extraños, especie de agua dulce. **c** *Tintinnidium semiciliatum*, envoltura incrustada, zona de membranelas adoral dividida en 5-6 partes, en agua dulce, en la superficie de estanques. **d** *Strombidium calkinsi*, sin envoltura, peristoma ventral que llega hasta la parte central del cuerpo, delante con prolongaciones cónicas, detrás un apéndice como una espina, en agua salada y salobre. **e** *Halteria grandinella*, sin envoltura, esférico, detrás de la zona adoral largas cerdas rígidas, movimiento muy rápido de acá para allá, luego quieto. En agua dulce pantanosa.

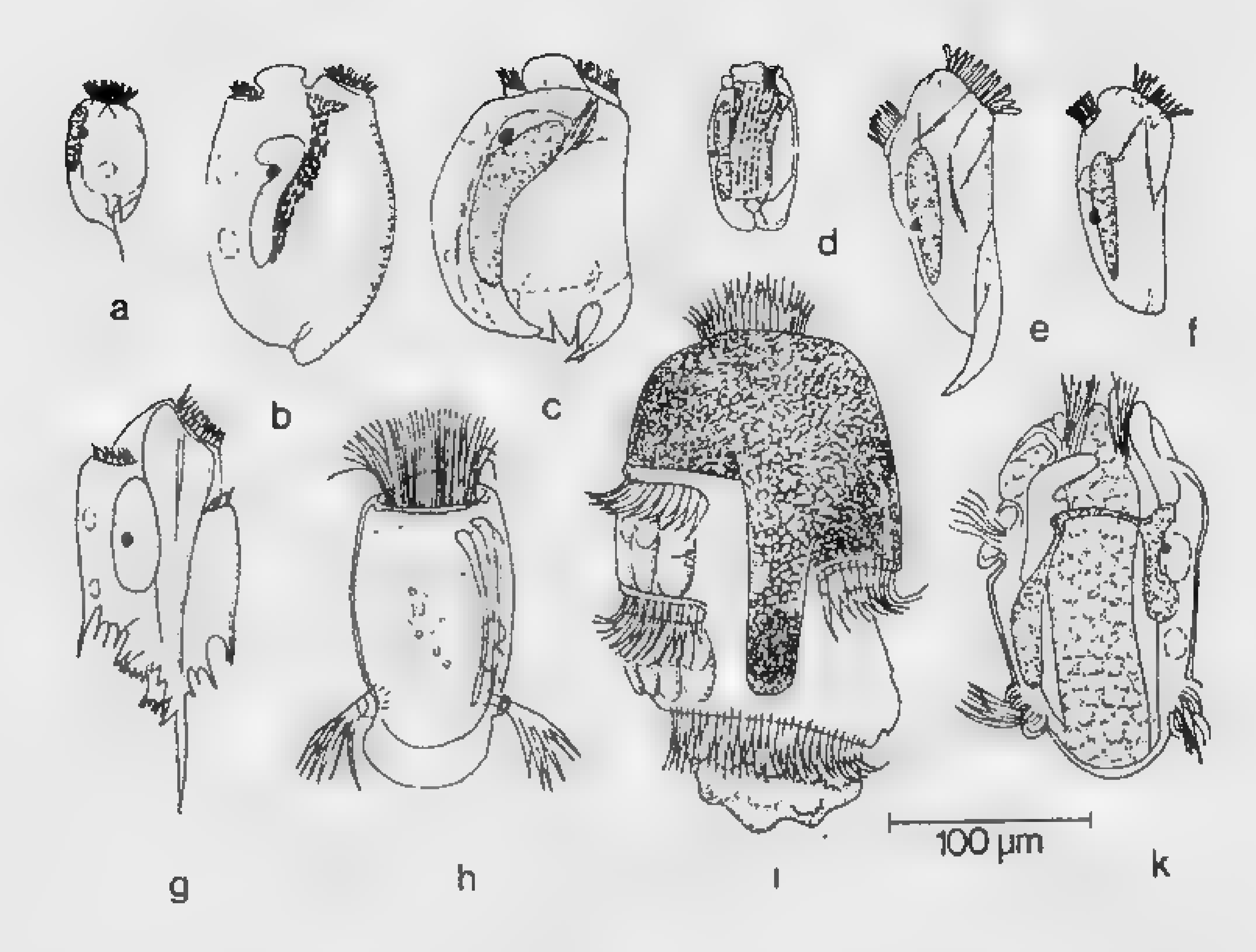


FIG. 84. **Espirotricos, Entodiniomorfos.** Aumento 150 ×. **a** *Entodinium caudatum*, delante zona adoral en espiral dextrógira, película rígida, detrás con una prolongación en forma de púa, en la panza del ganado vacuno y lanar. **b** *Eudiplodinium maggii*, delante zona de cilios dorsal y adoral (cirros y membranelas), junto al macronúcleo una placa esquelética, 2 vacuolas pulsátiles, en el ganado vacuno y lanar. **c** *Diplodinium dentatum*, delante zona de cilios dorsal y adoral, película dentada en la parte posterior, sin placa esquelética, en la panza del ganado vacuno. **d** *Ostracodinium dentatum*, con placa esquelética ancha, película con anchos lóbulos caudales, en el ganado vacuno. **e** *Epidinium caudatum*, con zona de cilios dorsal y adoral, esqueleto de 3 placas, película con púa terminal, en el ganado vacuno, en el dromedario, en el reno y en el wapiti. **f** *Entodinium ecaudatum*, como *E. caudatum* pero sin púa terminal, en el ganado vacuno y lanar y en el reno. **g** *Ophryoscolex quadricoronatus*, con zona adoral y zona dorsal ensanchada, 3 placas esqueléticas que se juntan, extremo posterior dentellado y con púa terminal, en diversas ovejas. **h** *Cycloposthium bipalmatum*, a la ancha zona adoral siguen hacia atrás dos zonas de cirros, coraza compuesta por 2 anchas placas laterales, con pieza esquelética estrecha en forma de surco, en el intestino ciego y el intestino grueso del caballo. **i** *Troglodytella gorillae*, además de la zona adoral hay 4 hileras de cirros, la coraza es básicamente como en *Cycloposthium*, en el intestino ciego y en el intestino grueso del gorila. **k** *Tripalmaria dogieli*, esqueleto en el lado derecho con fuertes engrosamientos, además de la zona adoral de cirros hay 2 zonas dorsales y una ventral. En el intestino grueso del caballo.

dariamente de nuevo formas de vida libre. En la familia Urceoláridos (suborden **Móviles**) hay una adhesión movible a la base.

Los **Móviles** (fig. 87) viven principalmente sobre la superficie del cuerpo, incluidas las branquias, de animales dulciacuícolas y marinos (pólipos, moluscos, turbelarios, cangrejos y peces), y en parte también en cavidades internas del cuerpo (vejiga de la orina). Su

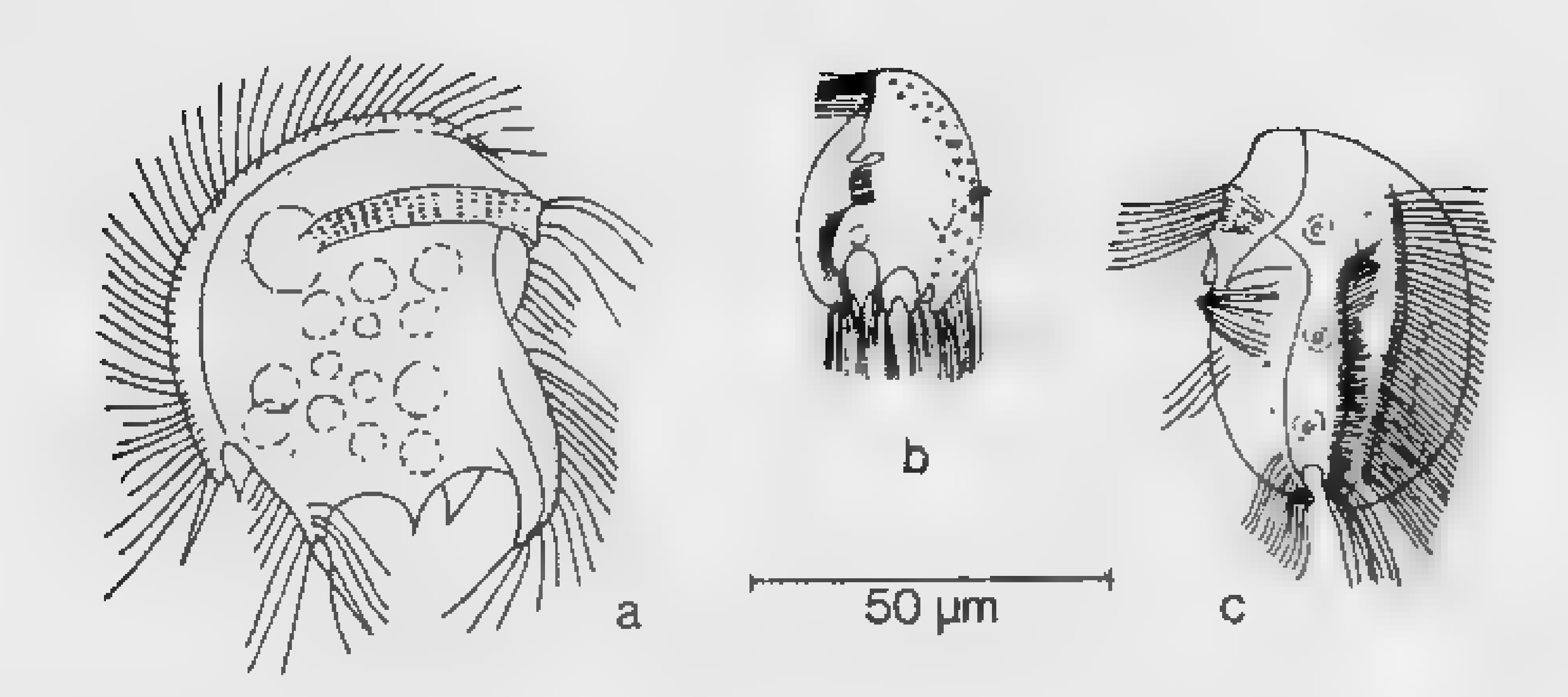


FIG. 85. **Espirotricos, Odontostomados.** Aumento 400 ×. **a** *Saprodinium dentatum*, aplanado, con película rígida semejante a una coraza, con picos en la parte posterior, en el barro pútrido en agua dulce. **b** *Epalxis mirabilis*, pequeño y plano, coraza abierta por detrás, en agua dulce pútrida. **c** *Pelodinium reniforme*, coraza con 3 picos por detrás, en agua dulce pútrida.

ancho extremo posterior se desliza sobre el huésped mediante un disco adhesivo ciliado, parecido a una ventosa. Una corona de ganchos sirve para el refuerzo interno y promueve la formación del vacío cuando se abomba la ventosa. Los **Sésiles** (figs. 88, 89) viven fijos por un pedúnculo, o sin pedúnculo, sobre animales y plantas acuáticos, así como sobre substancia muerta. La única zona ciliada es la zona adoral, que está rodeada por el borde peristomial, el cual, por contracción puede cerrar la abertura del peristoma, Sólo en la transición a zoóspora, cuando el animal se desprende del pedúnculo y busca un nuevo lugar donde fijarse, se forma transitoriamente en la parte posterior una corona de cilios. Los peritricos, sésiles y a menudo campaniformes, viven o bien individualmente, solitarios, o bien como colonia, después de una división incompleta. Algunas especies son muy contráctiles debido a la formación de mionemas. Mientras que la mayoría de los **Sésiles** no poseen ningún caparazón, o bien sólo poseen una envoltura gelatinosa (tribu **Alorigados**, fig. 88), algunos forman una loriga rígida, pseudoquitinosa, en la que se retraen mediante contracción (tribu **Lorigados**, figura 89).

Orden 4: Conotricos (Wallengren 1896), fig. 90

Los conotricos (= con pelos en el embudo bucal) constituyen un pequeño grupo de ciliados que viven parásitos sobre cangrejos (anfípodos) y que tienen en la parte anterior un peristoma ectoplasmático en forma de embudo, en cuyo fondo se hallan unas hileras paralelas de cilios que van hacia el citostoma en espira dextrógira. El resto del cuerpo carece de cilios. La multiplicación se realiza por gemación y con formación de zoósporas ciliadas.

Orden 5: Suctores (Claparède y Lachmann 1858), fig. 91

Los suctores aspiran su presa, en general ciliados, con la ayuda de tentáculos chupadores. En estado adulto viven carentes de cilios, fijos por un pedúnculo o sin él, inmóviles, por lo cual reciben también el nombre de **Acinetos.** Algunas especies forman un caparazón. La multiplicación se realiza por gemación. Las yemas que se liberan son completamente ciliadas y, como zoósporas, buscan un nuevo lugar donde fijarse. Una vez se han fijado, se transforman de nuevo en la forma chupadora, carente de cilios. Se presentan en aguas dulces y en agua de mar.

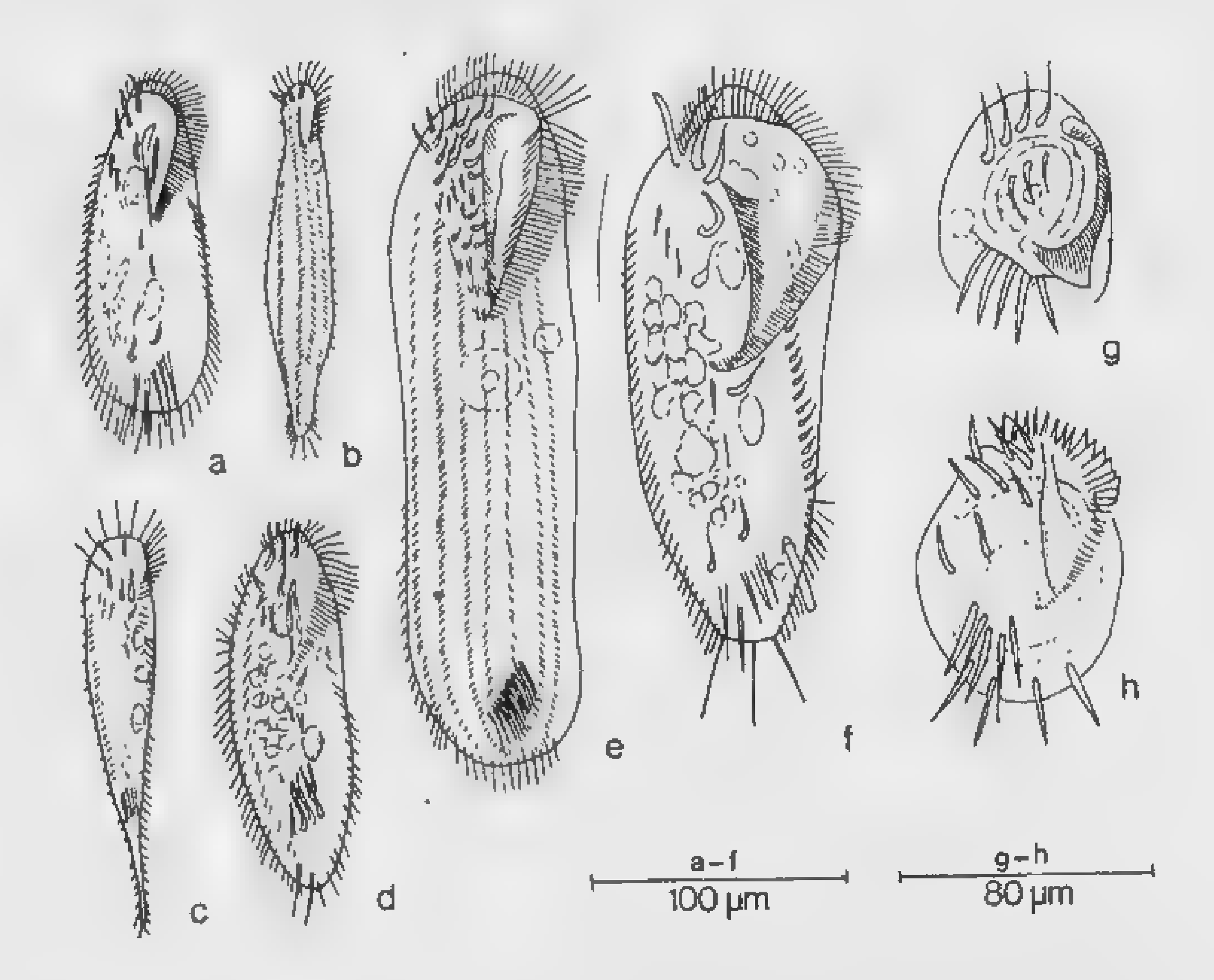


FIG. 86. **Espirotricos, Hipotricos.** a-f aumento 150 ×, g-h aumento 250 ×. **a** *Oxytricha fallax*, zona adoral delante, 8 cirros frontales, 5 cirros ventrales y 5 cirros anales, en agua pantanosa. **b** *Uroleptus limnetis*, cuerpo estrechado en la parte posterior, además de 3 cirros frontales varias hileras de cirros ventrales, en agua dulce entre las plantas. **c** *Urosoma caudata*, semejante a *Oxytricha* pero el extremo posterior estrechado formando una cola, en agua dulce estancada. **d** *Pleurotricha lanceolata*, con 8 cirros frontales, 5 cirros ventrales y 5 cirros anales, con 2 hileras adicionales de cirros ventrales, en agua estancada dulce entre hojas en descomposición. **e** *Urostyla grandis*, con varios cirros frontales y anales y numerosas hileras de cirros ventrales, macronúcleo compuesto por 100 y más porciones individuales, en agua pantanosa. **f** *Stylonychia mytilus*, la distribución de los cilios de la parte ventral igual que en *Oxytricha* pero con 3 fuertes cerdas caudales, frecuente en agua pantanosa. **g** *Aspidisca lynceus*, zona ventral adoral con cilios, más adelante 4 + 3, detrás 5 cirros, en agua dulce y en el mar. **h** *Euplotes patella*, además de la zona adoral hay 9-10 cirros delante y detrás; de estos últimos 4 están en el borde posterior. En agua estancada entre plantas.

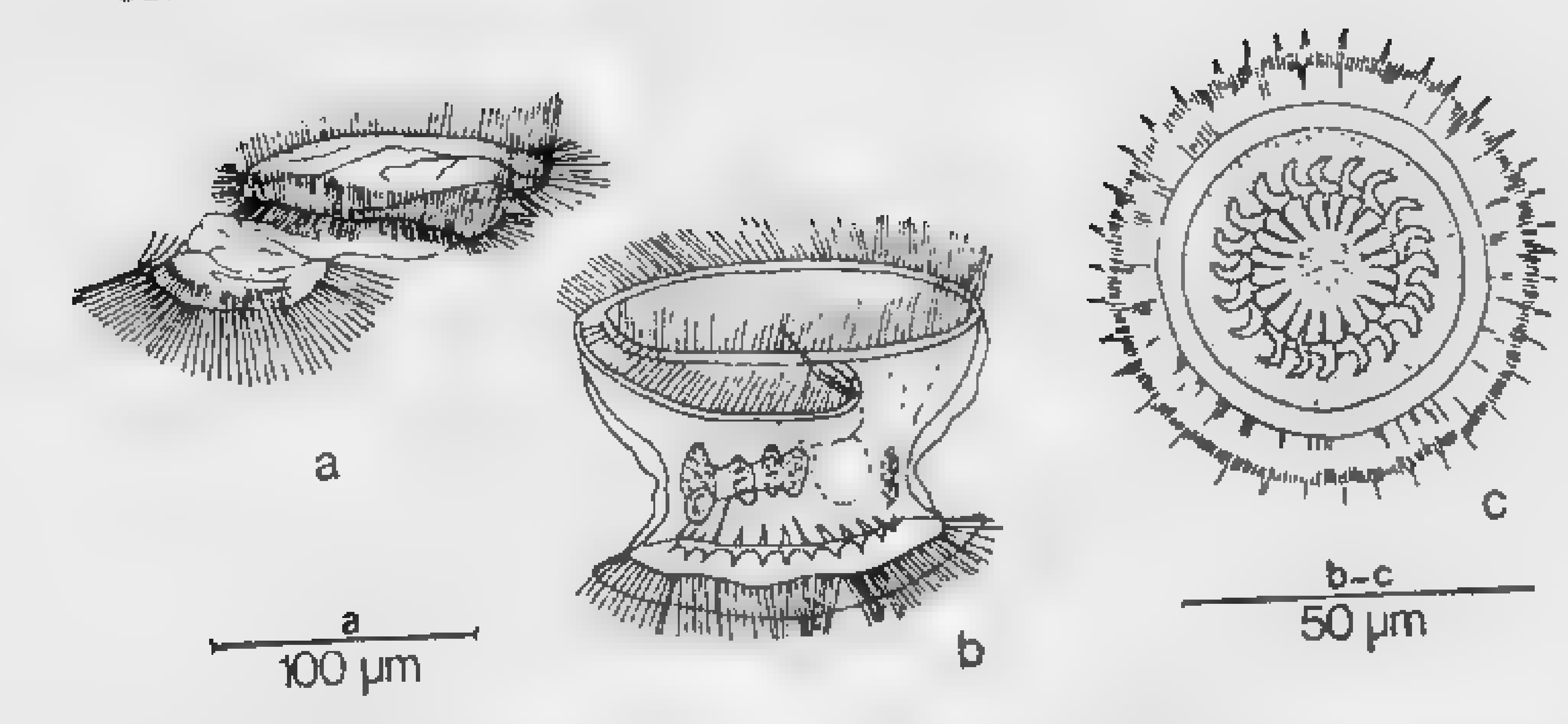


Fig. 87. **Peritricos, Móviles.** a aumento 150 ×, b-c aumento 400 ×. **a** *Urceolaria mitra*, zona de cilios adoral desplazada respecto del disco adhesivo inferior, sobre planarias de agua dulce. **b** *Trichodina pediculus*, anillo adhesivo encima del disco adhesivo, en forma de una corona de ganchos, sobre pólipos de agua dulce *(Hydra)* y renacuajos. **c** *Trichodina (Cyclochaeta) domerguei*, más plano que *T. pediculus*, en el dibujo se ve en la parte inferior del disco adhesivo un anillo adhesivo con una fuerte corona de ganchos, en las branquias y la piel de peces de agua dulce, también en los acuarios.

Multiplicación y sexualidad de los ciliados

La **multiplicación agámica** de los **Protociliados** homocarióticos (figura 73 a-d) se realiza mediante plasmotomía. Los núcleos existentes se distribuyen entre los dos organismos por medio de una **división en diagonal** (fig. 92) que se corresponde con la dirección de las hileras de cilios, y luego, durante el crecimiento posterior, se completan mitóticamente. El género **Stephanopogon** (fig. 73 e), también homocariótico, se comporta de otro modo. Estas formas, que al principio son binucleadas, durante el crecimiento y por repetidas divisiones mitóticas forman 16-25 núcleos. Luego la división se realiza dentro de un quiste delgado mediante la desintegración en 8-12 productos binucleados. La multiplicación agámica normal de los **Euciliados** heterocarióticos es la bipartición, que, en contraposición a la división longitudinal de los flagelados, se realiza de forma **tranversal** (fig. 93 a). En primer lugar el micronúcleo se divide mitóticamente. Tras la distribución de los micronúcleos resultantes entre las mitades hijas, el macronúcleo poliploide se estrangula simplemente en la división celular. Los organismos hijos, después de la división, completan las mitades del cuerpo que les faltan (fig. 93 b-c). En las formas pedunculadas, por ejemplo en los **Peritricos** sésiles, la división se realiza como **división longitudinal** en relación al pedúnculo, con lo cual la dirección de la división del cuerpo celular es transversal respecto al eje del pedúnculo (figura 93 d). Así se posibilita la formación de colonias sobre un pedúnculo común. **Ichthyophthirius** presenta una forma de multiplicación

diferente (fig. 93 e-g). El parásito, que crece en la piel del pez, se enquista. En el quiste libre tiene lugar la división en dos células hijas y cada una de ellas, mediante numerosas divisiones nucleares, forma un gran número de **zoósporas**. En algunos ciliados existen numerosos macronúcleos que están separados entre sí o forman una cadena. En estos casos, antes de la división tiene lugar una agregación de todos los macronúcleos. Tras el subsiguiente estiramien-

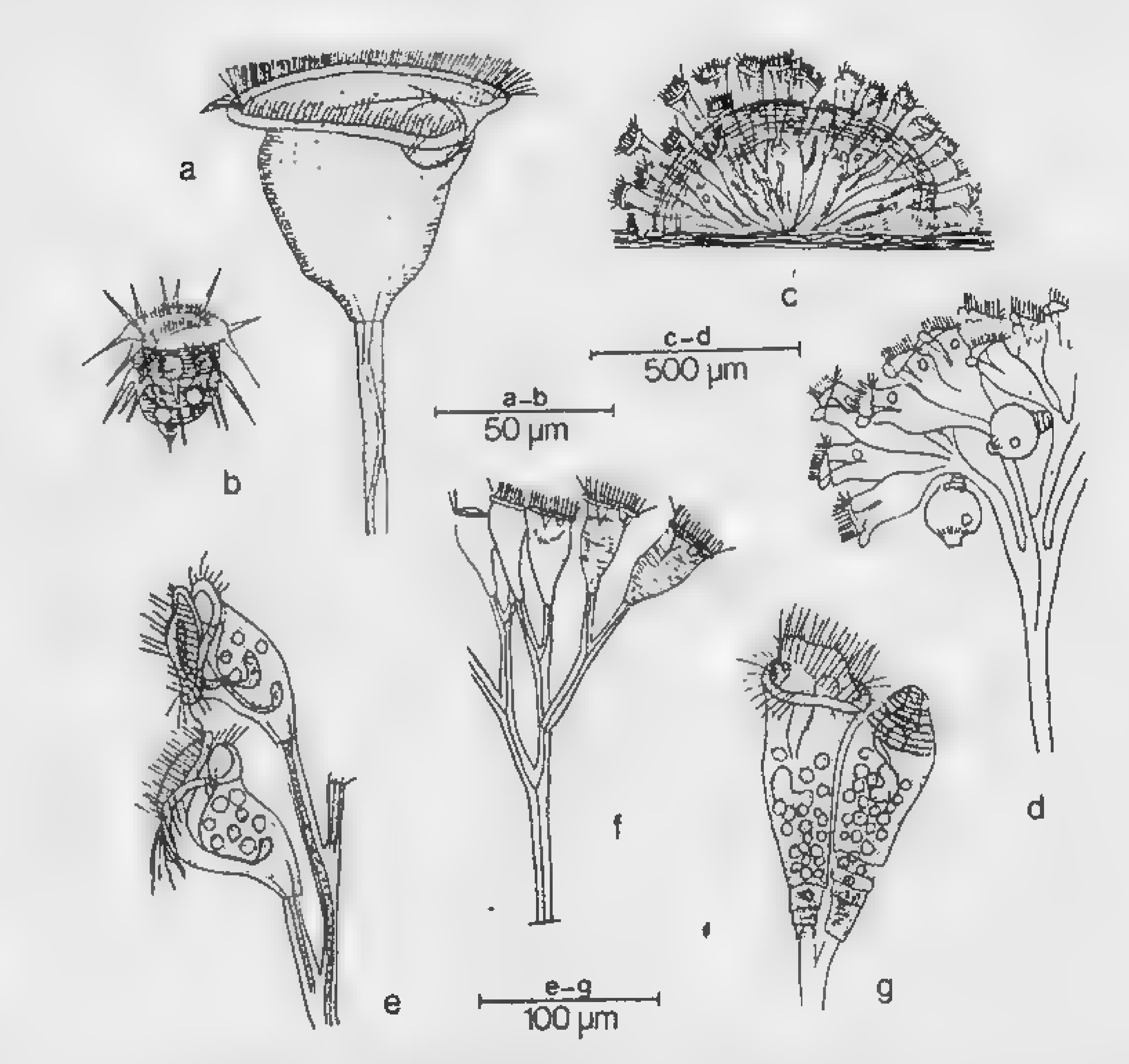


Fig. 88. **Peritricos, Sésiles (Alorigados).** a-b aumento 300 ×, c-d aumento 35 ×, e-g aumento 150 ×. **a** *Vorticella campanula*, vive individualmente sobre un pedúnculo contráctil con un músculo peduncular, zona adoral rodeada por un fuerte borde peristomial, en agua dulce sobre plantas acuáticas. **b** *Hastatella radians*, con corona de púas alrededor del borde peristomial ciliado y centro del cuerpo, sólo ocasionalmente fijo por el extremo posterior del cuerpo, en agua dulce estancada. **c** *Ophrydium sessile*, con cuello cilíndrico contráctil formando una colonia dentro de una envoltura gelatinosa común (transición a los **Lorigados**, fig. 89), en plantas acuáticas de agua dulce. **d** *Opercularia plicatilis*, colonia con pedúnculo ramificado, peristoma estrechado y sin reborde, en aguas estancadas. **e** *Carchesium polypinum*, colonia con pedúnculo ramificado y muy contráctil en el que los músculos pedunculares no están unidos entre sí, en agua dulce sobre plantas, piedras, etc. **f** *Zoothamnium adamsi*, como *Carchesium* pero los músculos del pedúnculo unidos entre sí (contracción conjunta) sobre plantas acuáticas *(Cladophora)*. **g** *Epistylis plicatilis*, colonias ramificadas con pedúnculos no contráctiles, en agua dulce sobre plantas y animales.

to del macronúcleo, que ahora es único, se realiza la estrangulación agámica de la célula y del macronúcleo (fig. 93 h-k).
En contraposición al tipo de macronúcleo poliploide «secundario», los macronúcleos diploides «primarios» como los de los géneros **Loxodes, Galeia** y **Remanella** (véase Holotricos, Gimnostomados, figs. 74 f, 75 f) no pueden dividirse. En esto concuerdan con los macronúcleos diploides de los foraminíferos. En estos géneros los macronúcleos existentes se reparten entre las dos células hijas en la división transversal agámica. Tras repetidas divisiones del micronúcleo, la cantidad de macronúcleos que falta se forma a partir de micronúcleos (fig. 94 a-d). En el género holotrico **Trachelοraphis** los micronúcleos y los macronúcleos se agrupan en un núcleo

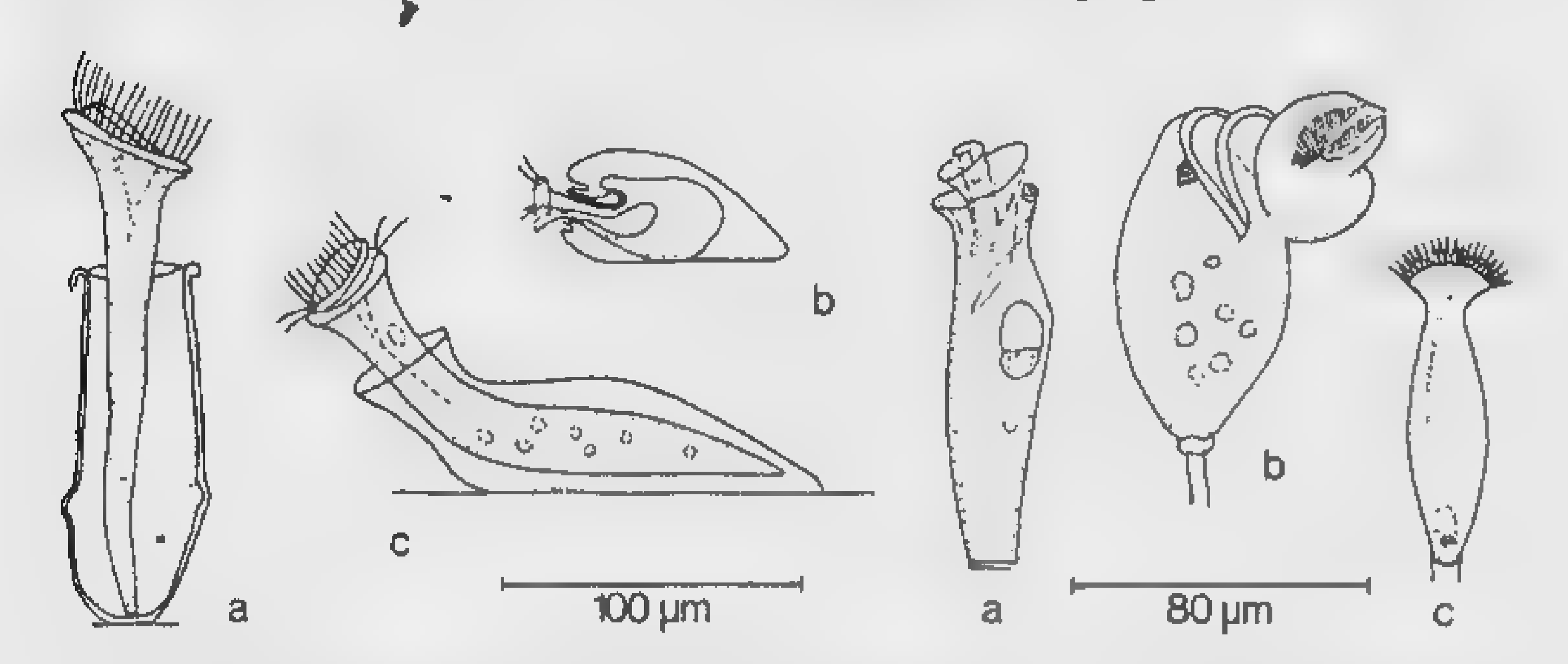


FIG. 89. **Perítricos, Sésiles (Lorigados).** Aumento 200 ×. a *Vaginicola annulata*, contráctil en una loriga rígida, pseudoquitinosa, en estanques. **b** *Lagenophrys vaginicola*, loriga con abertura estrechada y con cierre, en la que el animal está fijo por el borde peristomial, en los cangrejos *Cyclops minutus* y *Canthocamptus* sp. **c** *Platycola longicollis*, contráctil dentro de una loriga fija lateralmente, con el cuello en parte erguido, en agua dulce.

FIG. 90. **Conotricos.** Aumento 250 ×. **a** *Spirochona gemmipara*, peristoma con formación ectoplasmática en forma de embudo y con base ciliada, por lo demás carente de cilios, en las branquias del cangrejo *Gammarus pulex*. **b** *Chilodochona quennerstedti*, peristoma con una estructura en forma de labio (arriba a la derecha gemación), en agua dulce, fijo sobre crustáceos *(Portunus depurator, Ebalia turnefacta)* por un largo pedúnculo. **c** *Heliochona scheuteni*, embudo peristomático con una franja de espinas, en agua salada sobre *Gammarus locusta*.

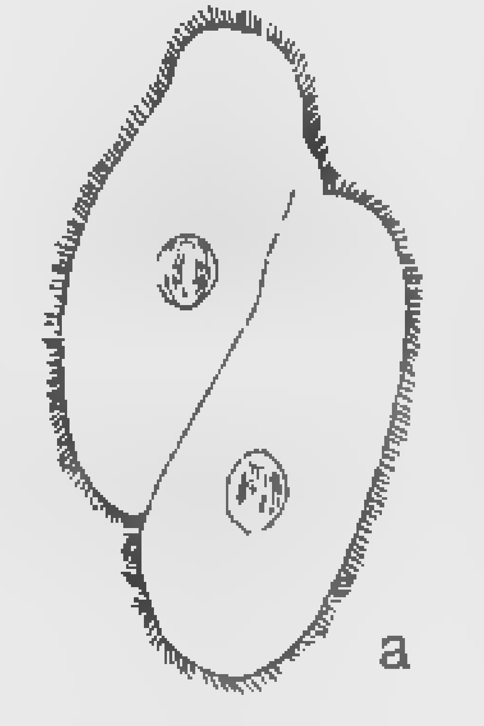
complejo que en *T. phoenicopterus* consta de 6 micronúcleos y 12 macronúcleos (fig. 94 e). En la división, después de una mitosis de los micronúcleos los macronúcleos se distribuyen entre los dos medios núcleos (fig. 94 f), en los cuales, tras una nueva división mitótica de los micronúcleos, los 6 macronúcleos que faltan se forman de nuevo a partir de 6 micronúcleos (fig. 94 g-h).
Si las células hijas que resultan de una división son muy desiguales

en su tamaño, la división se denomina **gemación.** En los holotricos **Astomados** (fig. 80) está muy extendida la gemación terminal (figura 95 a). En ella se forma en el extremo posterior, por constricción, un pequeño individuo con micronúcleo y macronúcleo, con lo cual a menudo no se consigue una separación completa. Mediante repetidas gemaciones de este tipo, y antes de que se logre el completo desprendimiento, se forma una cadena. También en algunos holotricos **Apostomados** hay gemación terminal. En la parte sistemática (pág. 91) hablamos ya de la alternancia de generaciones y alternancia de formas de estos ciliados parásitos. En el género **Chromidina** el delgado trofonte parásito y vermiforme forma numerosas gemaciones terminales (fig. 95 b, c) que finalmente se desprenden como tomitos y se convierten así en la generación de vida libre (figura 95 d). Los **Conotricos** también tienen gemación (fig. 90). En estas formas fijas las yemas libres, o zoósporas, tienen la misión de buscar un nuevo hábitat. La figura 90 b muestra una yema que todavía está fijada a la célula madre, perteneciente al género **Chilodochona,** y la figura 95 e muestra el ejemplo de *Spirochona gemmipara*. En estos ejemplos no sólo el tamaño es muy diferente respecto al organismo materno estacionario. La yema libre, ciliada, que se halla en un espacio interno abierto lateralmente (fig. 95 f), no posee todavía el embudo peristomial típico de la forma adulta. En el extremo posterior de la hendidura lateral de la zoóspora está el esbozo del futuro disco pedial con el que la zoóspora se fija sobre el huésped.
En los **Suctores** la gemación es diversa y está muy extendida. Como gemación simple está el ejemplo de *Dendrosomides paguri* en el que sólo se desprende un brazo (fig. 91 h, brazo izquierdo), el cual luego, mediante la formación de un pedúnculo, se fija nuevamente. En el género **Sphaerophrya** (fig. 96 a-c) se muestra también el inicio de una gemación simple en la que la bipartición da por lo general células hijas desiguales que pueden carecer de cilios o pueden ser zoósporas ciliadas. Otras especies de suctores forman siempre varias yemas a un mismo tiempo. Un ejemplo de gemación externa múltiple es *Ephelota gemmipara* (figs. 91 m, 96 d). Como en toda división, aquí también tiene que formarse un aparato nuclear completo en cada célula hija; en este caso la ramificación del macronúcleo es especialmente clara. Con la formación de una zona de cilios, las yemas se liberan como zoósporas. En el suctor parásito *Tachyblaston ephelotensis* (fig. 96 e-o), un suctor con alternancia de generaciones, la fase parásita en la cabeza de *Ephelota gemmipara* tiene una gemación externa múltiple con formación de esporas (figura 96 h, i). La generación de vida libre, que en la figura se desarrolla en el pedúnculo de *E. gemmipara* (fig. 96 m-o), forma una tras otra varias células hijas provistas de tentáculos (dactilozoitos), con lo que se produce la división completa del viejo macronúcleo y la desintegración de la célula madre.

FIG. 91. **Suctores.** a-b aumento 300 ×, c-h aumento 150 ×, i-m aumento 50 ×. **a** *Podophrya fixa*, esférico, fijo por un pedúnculo, con tentáculos iguales, división con formación de zoósporas, sobre algas en agua dulce. **b** *Tokophrya infusionum*, estrechado por debajo, fijo, con 2 mechones tentaculares, multiplicación por formación interna de zoósporas, a menudo en infusiones. **c** *Parapodophrya typha*, semejante a *Podophrya* pero división sin formación de zoósporas (aquí está succionando un ciliado), en agua salada. **d** *Sphaerophrya soliformis*, esférico, sin pedúnculo. Multiplicación por bipartición, con o sin formación de zoósporas, en agua dulce pútrida. **e** *Tricophrya epistylidis*, forma irregular, mechones tentaculares sobre unas protuberancias, sin pedúnculo. Multiplicación por formación interna de zoósporas, en agua dulce en los pedúnculos de *Epistylis plicatilis* (fig. 38 [illegible]) y en plantas acuáticas. **f** *Dendrocometes paradoxus* [illegible] macron. interna. Sobre las branquias de *Gammarus pulex* y otros *Gammaridae*.

Muchos suctores no tienen gemación externa (exógena), sino que existe una formación de esporas dentro de la célula madre. Esta gemación interna (endógena) empieza con la formación de una **cavidad incubadora** que es una invaginación del cuerpo celular y que permanece en contacto con el mundo exterior mediante una abertura (fig. 96 p). Dentro de esta cavidad se origina la yema como una evaginación, y, en su interior crece el núcleo, igual que en la gemación externa. Esta yema se libera en forma de zoóspora ciliada (fig. 96 q, r). Se fija sobre una base adecuada y pierde los cilios al formarse los tentáculos. En condiciones ambientales desfavorables, también en los suctores puede producirse la formación de esporas sin el proceso de gemación. Un ejemplo de ello es *Tokophrya cyclopum* (fig. 96 s-u). Mediante la formación de una cavidad incubadora interna se realiza la transformación total del animal en una zoóspora que se busca un hábitat más favorable y que abandona la envoltura vacía con el pedúnculo del suctor original.

La **sexualidad** de los ciliados, como la división agámica de los protociliados, se diferencia de los euciliados. Para los **Protociliados** hay indicios de sexualidad en *Opalina ranarum* (fig. 73 c). Mientras que normalmente la multiplicación agámica del ciliado plurinuclear tiene lugar mediante una plasmotomía en diagonal (fig. 92 b), en primavera, cuando las ranas ponen los huevos, se originan formas pequeñas con sólo unos pocos núcleos mediante divisiones que se



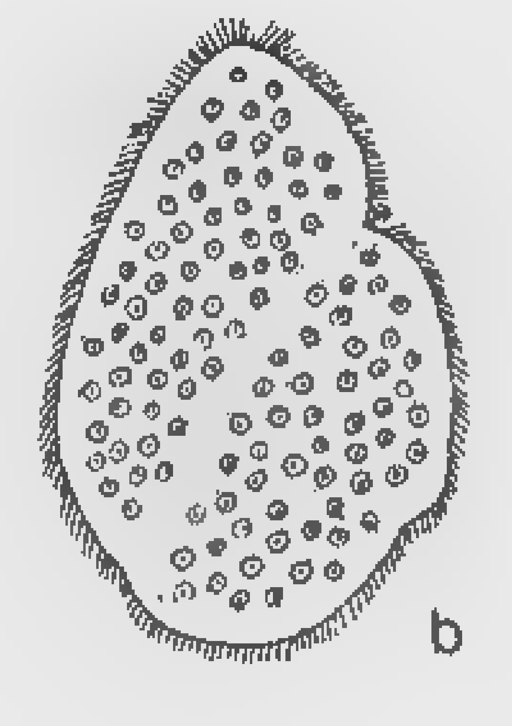


FIG. 92. **Multiplicación de los protociliados:** plasmotomía en forma de bipartición diagonal. **a** *Zelleriella elliptica*. **b** *Opalina ranarum*.

g *Discophrya elongata*, con tentáculos rígidos, multiplicación por gemación interna, en agua dulce sobre las conchas de *Paldina vivipara*. **h** *Dendrosomides paguri*, con brazos vermiformes, multiplicación por constricción de los brazos (gemación externa), en agua salada sobre el cangrejo *Eupagurus excavatus* y *E. cuanensis*. **i** *Acineta lacustris*, fijo y con loriga, tentáculos en 2 mechones, en estanques. **k** *Lernaeophrya capitata*, tentáculos en prolongaciones digitiformes que sobresalen del borde, gran macronúcleo ramificado, multiplicación por gemación interna, en agua dulce, también en agua salobre en el hidrozoo *Cordylophora lacustris*. **l** *Dendrosoma radians*, con brazos largos, simples o ramificados y con tentáculos, en una envoltura de limo, multiplicación por gemación interna, en agua dulce sobre plantas. **m** *Ephelota gemmipara*, cabeza con tentáculos capturadores largos y puntiagudos y tentáculos chupadores más cortos [illegible] sobre hidroideos, briozoos y algas.

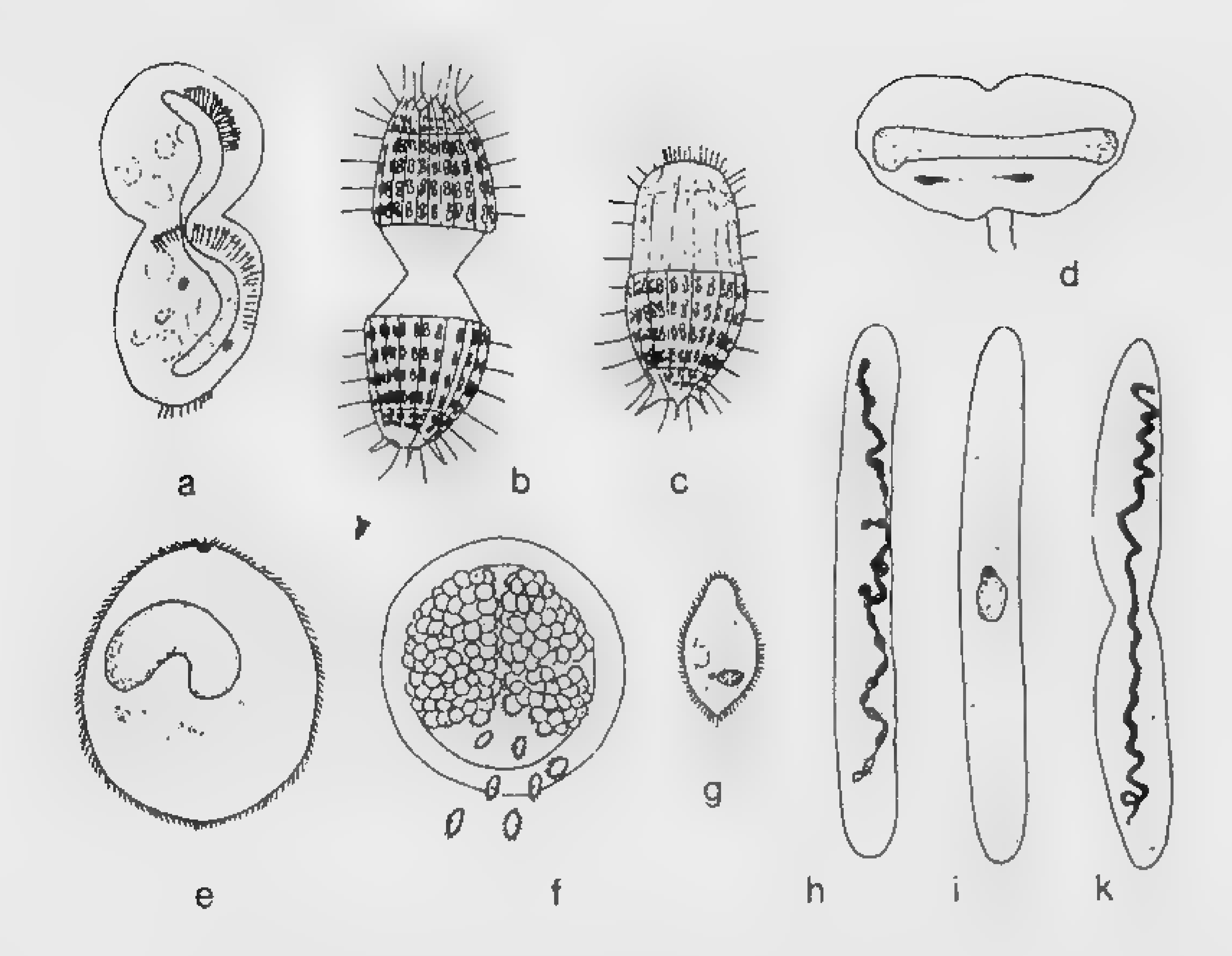


FIG. 93. **Multiplicación de los eucilíados con macronúcleo poliploide. a** División transversal de *Euplotes charon* con estrangulación del macronúcleo. b-c División de *Coleps hirtus*, **b** división transversal, **c** se completan las mitades que faltan. **d** División longitudinal de *Carchesium polypinum*. e-g Multiplicación de *Ichthyophthirius multifiliis* **(Holotricos, Himenostomados), e** forma vegetativa en la piel de un pez infectado (500-800 μm de tamaño), **f** quiste reproductor con 2 células hijas en las cuales, mediante otras divisiones, se originan numerosas zoósporas, **g** zoóspora ciliada libre. h-k División de *Spirostomum ambiguum*, **h** estadio vegetativo normal, con macronúcleo arrosariado, **i** apelotonamiento del macronúcleo, **k** división transversal del cuerpo celular y estrangulación del macronúcleo, que se ha estirado de nuevo.

suceden rápidamente. Estas formas se enquistan y los quistes (figura 97 a) salen al exterior con las heces e infectan a los jóvenes renacuajos, en cuyo intestino se desintegra el quiste. Los pequeños opalinos se desarrollan en formas normales por multiplicación nuclear, o bien, mediante repetidas divisiones, forman microgametos y macrogametos que luego **copulan** entre sí (fig. 97 b, c). El zigoto de esta copulación anisógama es expulsado nuevamente con las heces como cistozigoto e infecta a otros renacuajos, dentro de los cuales, tras la desintegración de la membrana del quiste, crecen los típicos opalinos plurinucleares (figs. 97 d-g, 73 c).

Mientras que en los protociliados, al igual que en los flagelados y en todos los demás protozoos, el proceso sexual es la copulación, en los **Euciliados** la fecundación es una **conjugación,** es decir, una

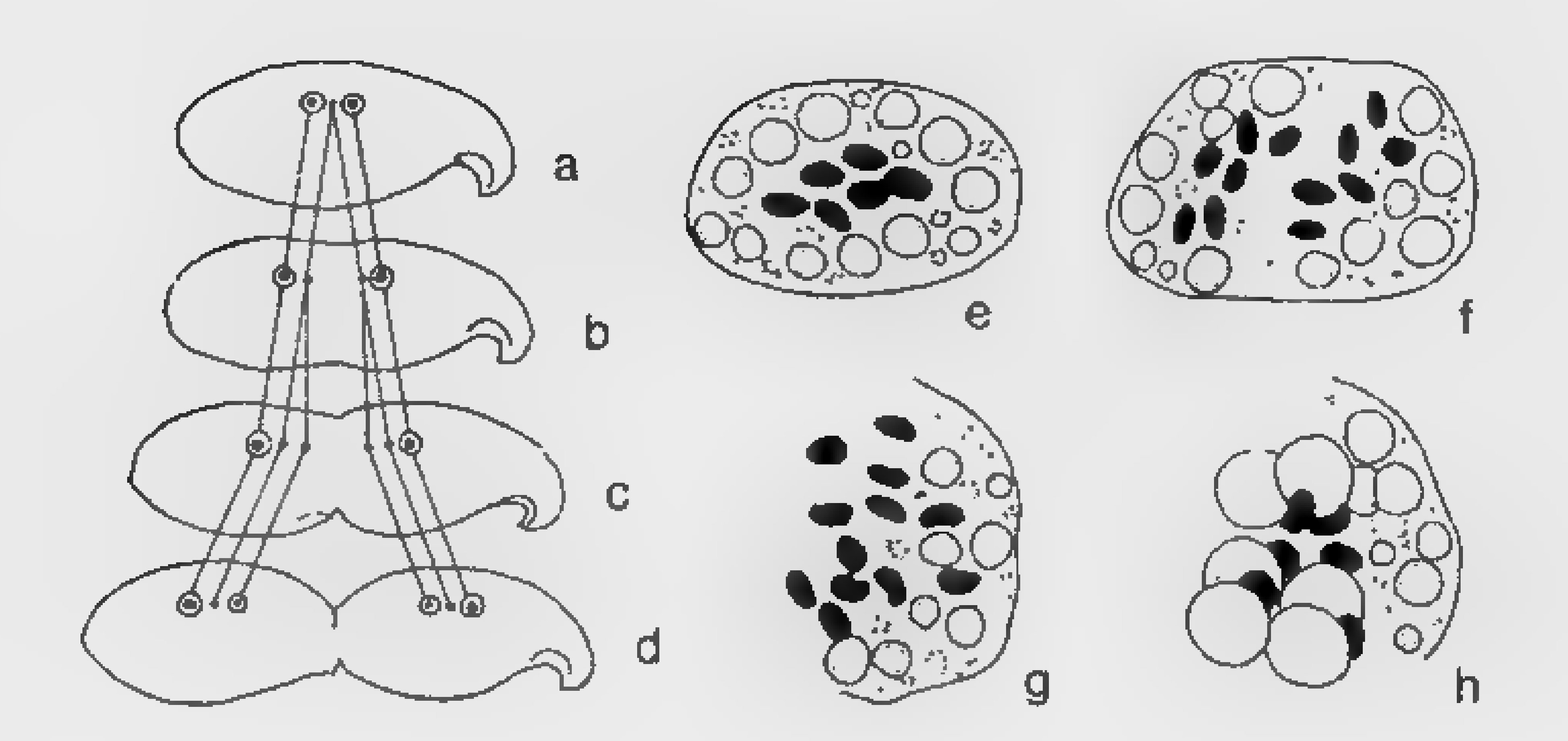


FIG. 94. **Multiplicación de los eucilíados con macronúcleo diploide.** a-d *Loxodes rostrum*, **a** forma normal, vegetativa, con 1 micronúcleo y 2 macronúcleos con nucléolo, b-d división con regeneración de los núcleos (se forma de nuevo el macronúcleo que falta a partir de un micronúcleo). e-h *Trachelorapĥis phoenicopterus*, **e** núcleo estacionario complejo compuesto de 6 micronúcleos (negros) y 12 macronúcleos, **f** se inicia la división nuclear tras la duplicación de los micronúcleos, **g** duplicación de los micronúcleos en una mitad del núcleo, **h** transformación de 6 micronúcleos en macronúcleos.

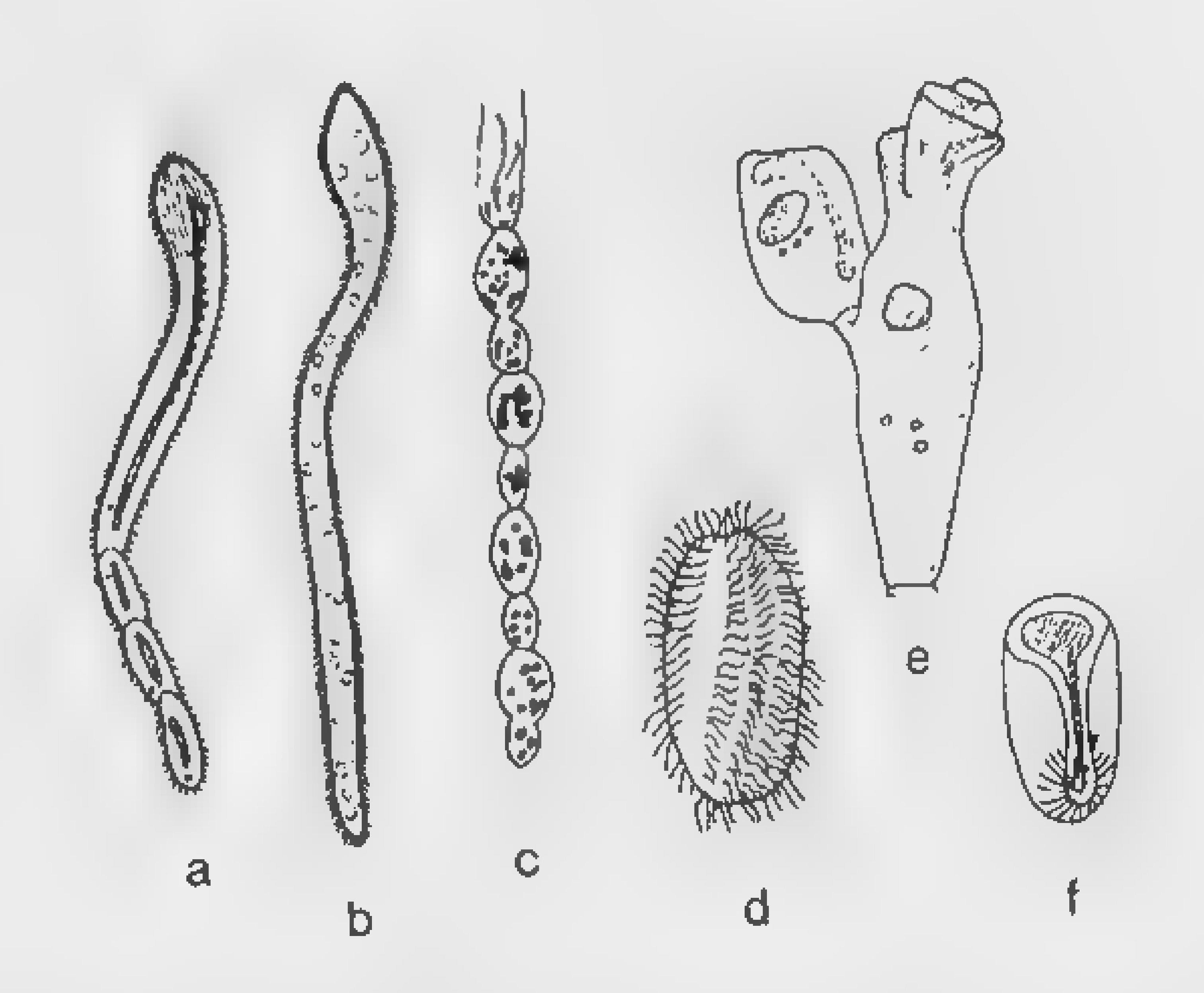


FIG. 95. **Multiplicación de los eucilíados por gemación. a** *Radiophrya hoplites* **(Holotricos, Astomados)**, gemación en forma de cadena en el extremo posterior. b-d *Chromidina elegans* **(Holotricos, Apostomados), b** trofonte antes de la gemación, **c** tomonte, formación de yemas en cadena en el extremo posterior del trofonte, **d** yema desprendida, ciliada: tomito. e-f *Spirochona gemmipara*, **e** formación de yemas lateralmente en el organismo materno, **f** yema libre, con disco pedial en la parte inferior.

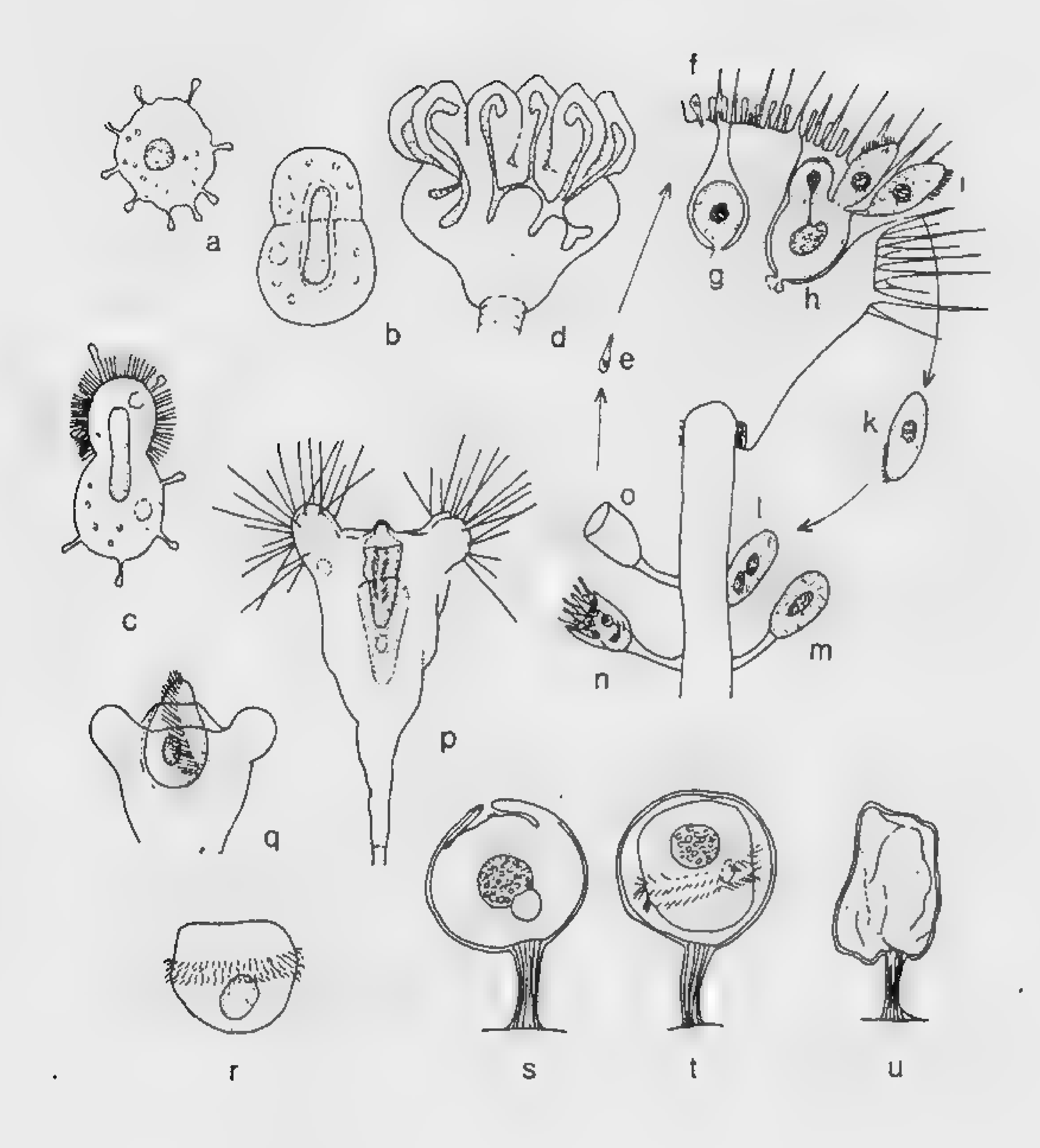


FIG. 96. **Multiplicación de los suctores.** a-c *Sphaerophrya pusilla*, **a** forma vegetativa normal con tentáculos, **b** bipartición, **c** división con formación de una yema ciliada. **d** *Ephelota gemmipara*, gemación externa múltiple. e-o *Tachyblaston ephelotensis*, parásito de *Ephelota gemmipara*, con alternancia de generaciones, **e** dactilozoito libre con tentáculos, **f** penetración del dactilozoito en la cabeza de *E. gemmipara*, **g** crecimiento del parásito, **h-i** gemación externa con formación de zoósporas, **k** zoóspora libre, ciliada, **l** fijación de la zoóspora en el pedúnculo de *E. gemmipara*, **m** estadio de vida libre, con envoltura, **n** división múltiple con formación de los dactilozoitos con tentáculos, **o** envoltura vacía. p-r *Tokophrya quadripartita*, **p** formación de una yema interna en una cavidad incubadora, **q** desprendimiento de la yema ciliada (zoóspora), **r** zoóspora libre. s-u *Tokophrya cyclopum*, transformación total en una yema zoóspora, **s** inicio de la formación de la cavidad incubadora, **t** zoóspora formada, **u** envoltura vacía abandonada.

fecundación recíproca de los dos miembros de una pareja después de la formación característica de núcleos gaméticos. Este proceso se describe aquí con mayor detalle en la figura 98 con el ejemplo de *Paramecium caudatum* (fig. 77 b). En primer lugar los dos miembros de la pareja, los conjugantes, se aparean para la conjugación

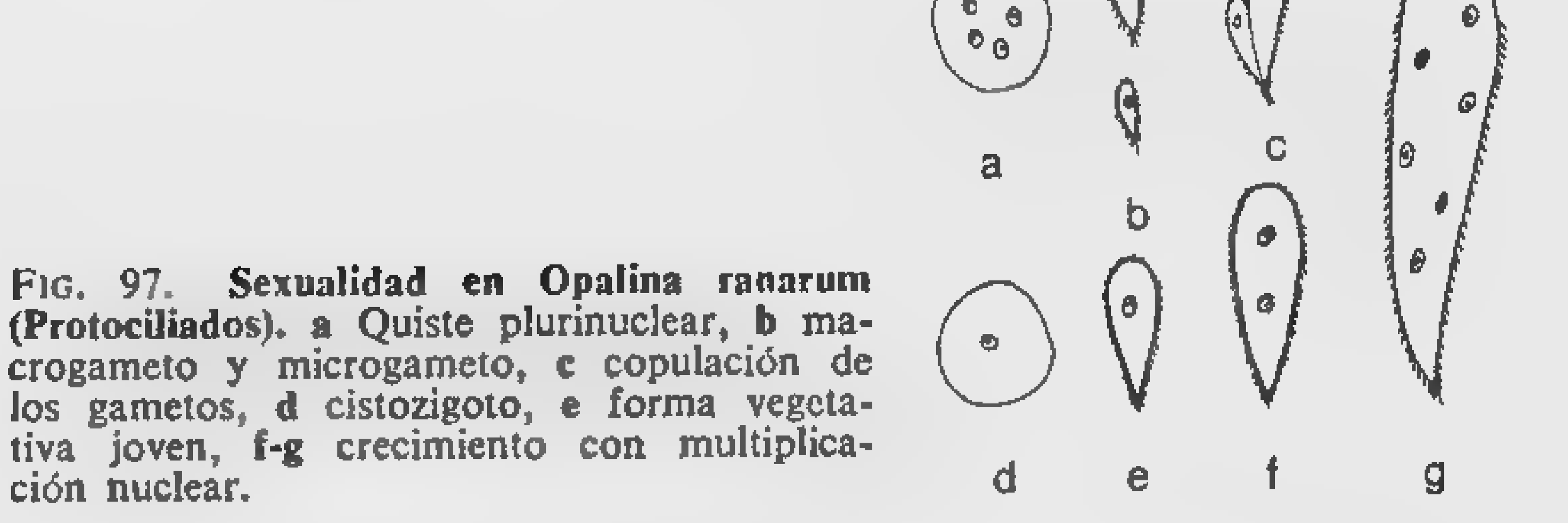


FIG. 97. **Sexualidad en Opalina ranarum (Protociliados).** **a** Quiste plurinuclear, **b** macrogameto y microgameto, **c** copulación de los gametos, **d** cistozigoto, **e** forma vegetativa joven, **f-g** crecimiento con multiplicación nuclear.

(figura 98 a). Cada conjugante tiene todavía en este momento el número normal de núcleos, en *P. caudatum* 1 micronúcleo y 1 macronúcleo cada uno. El micronúcleo diploide forma en la primera división pregámica, que es una división ecuacional, 2 micronúcleos diploides en cada conjugante (b). Por la segunda división pregámica, que es una división de reducción o meiosis, se originan 4 micronúcleos haploides (c). De estos 4 micronúcleos 3 degeneran, mientras que uno realiza la división postmeiótica (d). De los 2 núcleos haploides que hay ahora en cada conjugante, uno pasa al otro miembro de la pareja en conjugación como núcleo gamético (núcleo migratorio), mientras que el segundo núcleo gamético (núcleo estacionario) permanece en el conjugante original (e). En cada conjugante tiene lugar la fusión de los dos núcleos, formándose así el núcleo zigótico diploide (cariogamia, formación del sincarion) (f). Los conjugantes se separan de nuevo como exconjugantes. En este momento se hace más clara la desintegración del viejo macronúcleo, que ya se había iniciado. El núcleo zigótico lleva a cabo la primera división postzigótica (g). Mediante otras dos divisiones postzigóticas se originan en cada exconjugante 8 micronúcleos diploides (h, i). 4 de estos micronúcleos se convierten en un nuevo macronúcleo cada uno después de la disolución del viejo macronúcleo. 3 micronúcleos degeneran, de manera que sólo queda un micronúcleo (k). Tras una división mitótica de este micronúcleo tiene lugar una división agámica del exconjugante y la distribución de los núcleos existentes (l). Después de otra división del micronúcleo, con la subsiguiente división celular, se restablece de nuevo el aparato nuclear normal con 1 micronúcleo y 1 macronúcleo cada uno (m). En *Paramecium* el

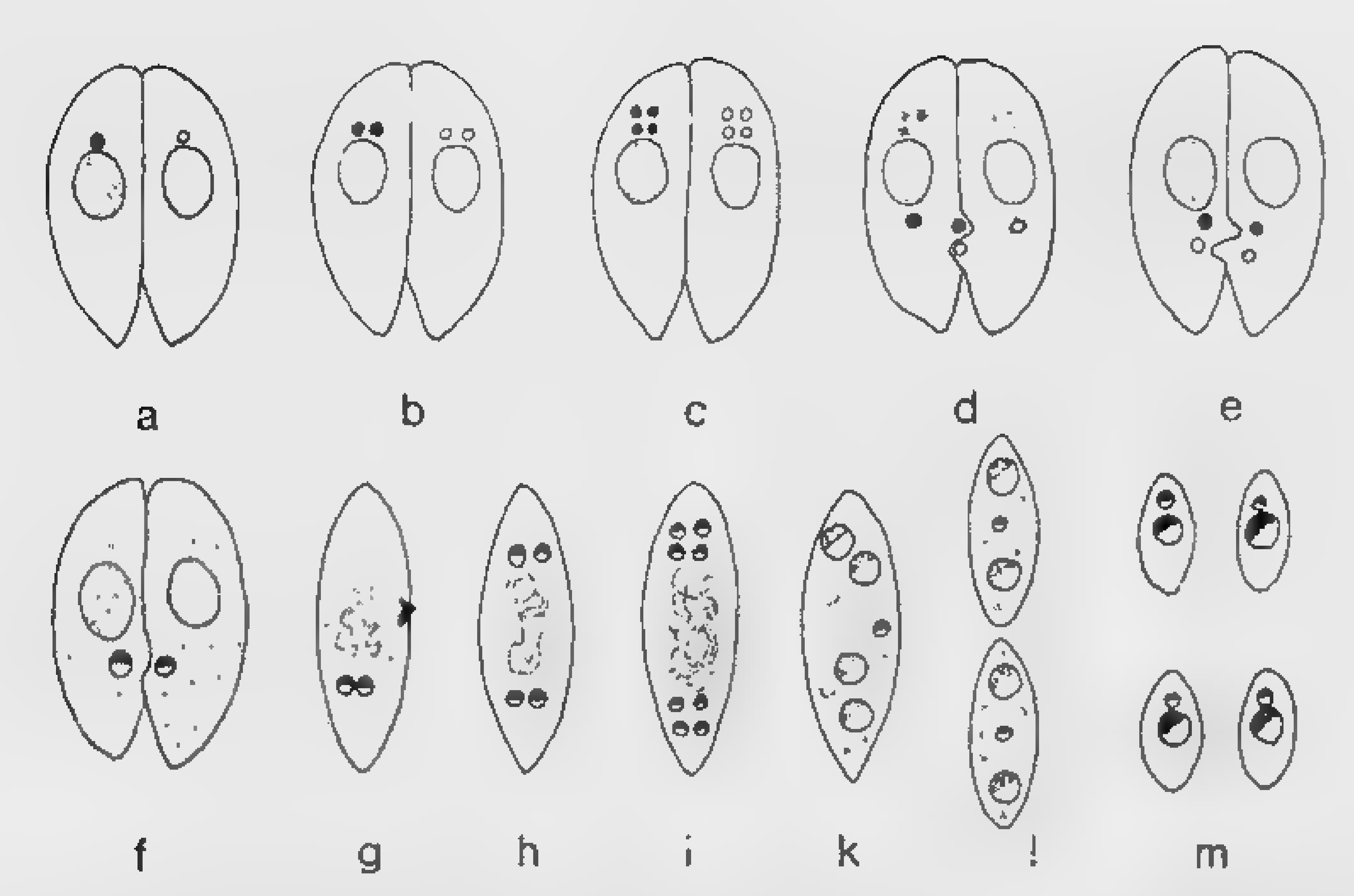


FIG. 98. **Sexualidad en los euciliados.** Conjugación de *Paramecium caudatum.* **a** Formación de la pareja de conjugantes con 1 micronúcleo y 1 macronúcleo cada uno, **b** primera división pregámica del micronúcleo diploide (división ecuacional), **c** segunda división pregámica del micronúcleo (meiosis), **d** degeneran 3 micronúcleos de cada conjugante, división postmeiótica del cuarto micronúcleo haploide que se conserva, formándose así un núcleo estacionario y un núcleo migratorio, **e** el núcleo migratorio de cada conjugante pasa al otro, **f** fusión de los dos núcleos en cada conjugante, formándose así un núcleo zigótico (sincarion) diploide en cada uno, **g** primera división postzigótica del micronúcleo diploide en los exconjugantes, que ya se han separado, y desintegración del viejo macronúcleo, **h** segunda división postzigótica del micronúcleo en el exconjugante, **i** tercera división nuclear postzigótica, **k** conversión de 4 micronúcleos en macronúcleos, 3 micronúcleos degeneran, **l** repartición de los macronúcleos en 2 organismos hijos tras la división previa del micronúcleo que se ha conservado, **m** restablecimiento de las condiciones nucleares normales mediante otra bipartición después de una división previa del núcleo.

proceso completo, incluida la reorganización del aparato nuclear, dura 4 días.

En los demás ciliados la conjugación transcurre básicamente según el mismo principio, pero el número de las mitosis que experimentan los micronúcleos puede variar según la especie. La figura 99 ofrece una representación abreviada del proceso de la conjugación, tomando como ejemplo *Chilodonella uncinata* (comp. fig. 74 h). También aquí ambos conjugantes poseen normalmente 1 micronúcleo y 1 macronúcleo cada uno (fig. 99 a). Al formarse la pareja de conjugantes, éstos se unen por la región oral. Después de la división ecuacional del micronúcleo, cada miembro de la pareja contiene 2 micronúcleos diploides con 4 cromosomas cada uno (b). Tras la meiosis siguiente, en cada conjugante degeneran 3 micronúcleos, así como el macronúcleo. Permanece 1 micronúcleo haploide con sólo 2 cromosomas (c). Después que éste se ha dividido se intercambian

los núcleos migratorios (d). Mediante esta cariogamia cada uno de los exconjugantes contiene ahora 1 micronúcleo diploide con 4 cromosomas (e). Por la división ecuacional postzigótica del micronúcleo se originan 2 micronúcleos en cada exconjugante (f), de los cuales uno se desarrolla en un nuevo macronúcleo (g), con lo cual se restablece el aparato nuclear normal.

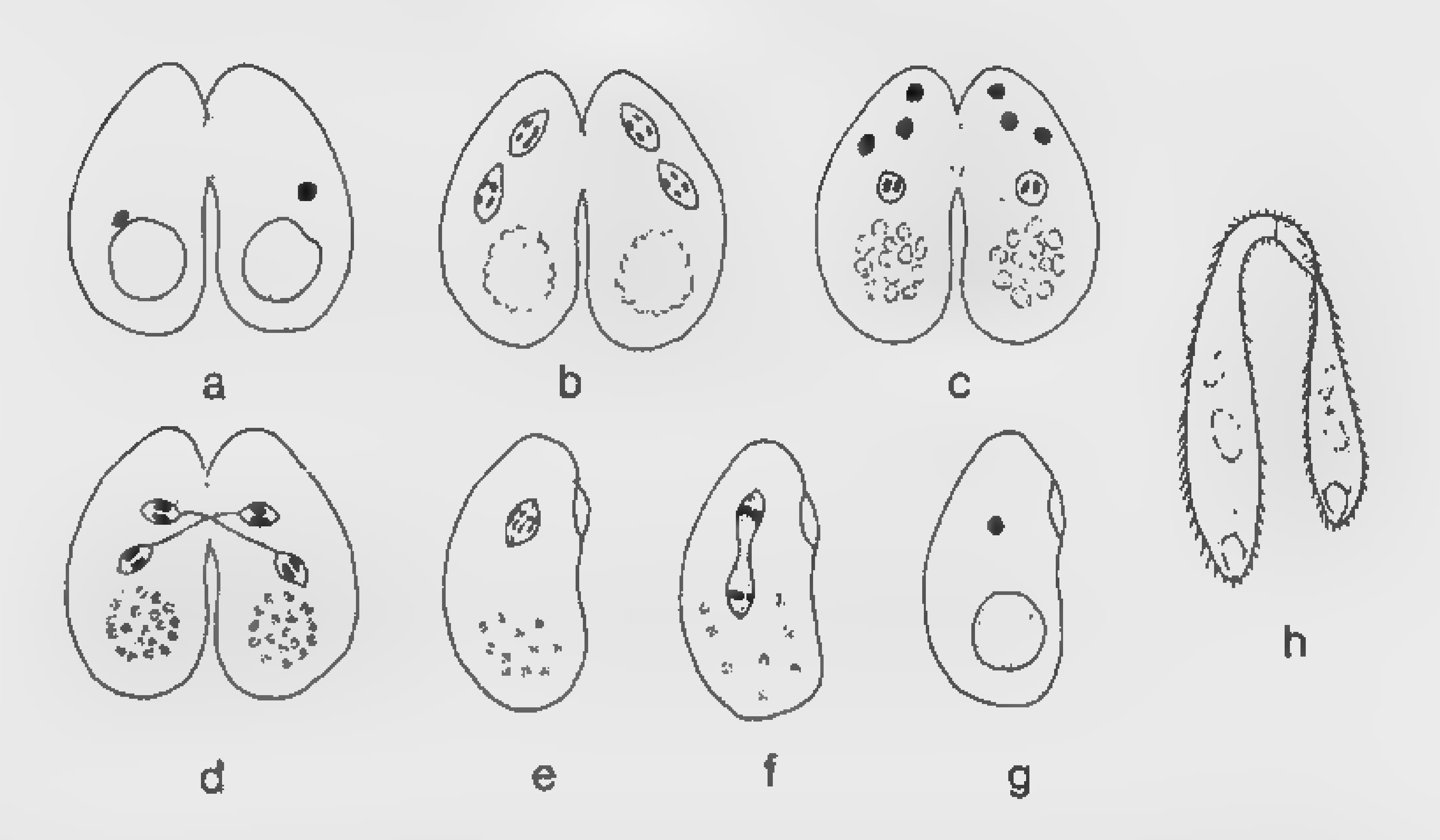


FIG. 99. **Sexualidad en los euciliados.** a-g Conjugación de *Chilodonella uncinata,* **a** unión de los conjugantes, **b** estado después de la primera división pregámica del micronúcleo (división ecuacional), inicio de la desintegración del macronúcleo, **c** después de la segunda división pregámica (meiosis), degeneración de 3 micronúcleos y del macronúcleo, **d** después de la tercera división pregámica del micronúcleo, ahora haploide, con 1 núcleo migratorio y 1 núcleo estacionario en cada conjugante, **e** núcleo zigótico diploide (sincarion) en el exconjugante, **f** división postzigótica del micronúcleo, **g** situación normal del núcleo después de la transformación de un micronúcleo en macronúcleo. **h** *Lacrymaria apiculatum,* conjugación anisógama.

A pesar de ciertas variaciones en el curso de la conjugación, todas las conjugaciones de los ciliados pueden reducirse a una **simple fórmula básica.** Independientemente de si por lo general está presente uno o varios micronúcleos, en cada conjugante permanece siempre sólo un micronúcleo haploide, del cual surgen los dos núcleos gaméticos (pronúcleos = núcleo migratorio y núcleo estacionario). Después de la cariogamia y con la desintegración del viejo macronúcleo, el aparato nuclear del exconjugante se forma siempre a partir de un solo sincarion diploide. La conjugación es siempre una gamontogamia puesto que el apareamiento lo realizan las células madres de los dos núcleos gaméticos.

El aspecto externo de la conjugación puede ser muy variable. En los ejemplos que hemos dado hasta ahora los dos conjugantes tenían

el mismo tamaño, y por ello la conjugación se denomina **conjugación isógama** o isogamontia. Si se diferencian microgamontes y macrogamontes (fig. 99 h), se trata de una **conjugación anisógama** o anisogamontia. La conjugación anisógama se presenta principalmente en los ciliados sésiles, por ejemplo en los peritricos vorticélidos (figura 100 a-d). En ellos el microconjugante se desprende y luego, en estado móvil, busca al macroconjugante sésil (a); el microconjugante experimenta casi siempre una división pregámica más que el macroconjugante. Otra peculiaridad de esta conjugación consiste en que sólo hay formación de un sincarion en el macroconjugante

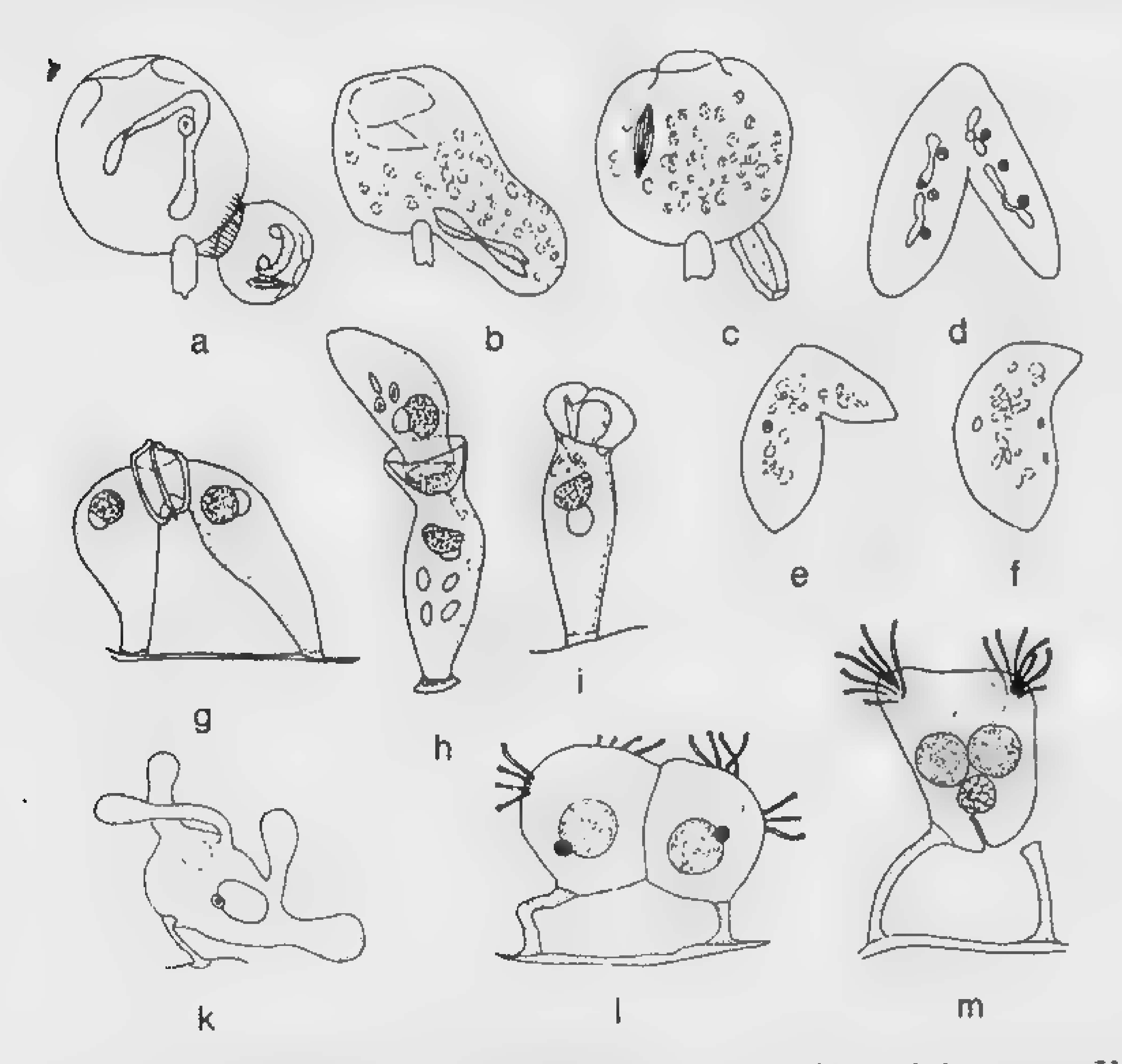


FIG. 100. **Sexualidad en los euciliados.** a-c Conjugación anisógama en *Vorticella nebulifera*, **a** adherencia del microconjugante libre al macroconjugante fijo, **b** fusión de los conjugantes y formación de los núcleos estacionarios y migratorios. **c** macroconjugante con sincarion y microconjugante degenerado en el exterior. d-f Conjugación total de *Urostyla polymicronucleata*, **d** unión de los conjugantes, **e** fusión de los conjugantes, **f** final de la fusión total. g-i Conjugación total de *Spirochona gemmipara*, **g** toma de contacto de los conjugantes, **h** se inicia la fusión tras el desprendimiento de un conjugante, **i** después de la fusión total queda un solo conjugante. k-m Conjugación en el suctor *Tokophrya cyclopum*, **k** formación de prolongaciones plasmáticas que sirven de puente para encontrar una pareja para la conjugación, **l** dos conjugantes vecinos después de haber entrado en contacto, **m** desprendimiento de un conjugante antes de la fusión total.

aunque los dos conjugantes forman antes 2 núcleos gaméticos. Todo el contenido celular del microconjugante es resorbido por el macroconjugante en el exterior hasta su completa desintegración.

Esta **conjugación total**, que, aparte de la manera peculiar en que se originan los núcleos gaméticos, ofrece la imagen de una copulación, se presenta también en algunas otras especies, por ejemplo en el género hipotrico **Urostyla** (véase fig. 86 e). La figura 100 d-f muestra la fusión de los dos conjugantes en la especie plurinuclear *Urostyla polymicronucleata*. También en los **Conotricos** sésiles un conjugante es resorbido por el otro. El ejemplo de *Spirochona gemmipara* (figuras 90 a, 100 g-i) muestra la búsqueda de una pareja vecina y el desprendimiento de un conjugante que es resorbido por el que permanece fijo.

Mientras que en la mayoría de los **Suctores** tiene lugar una fecundación recíproca, en algunos hay una conjugación total. Entre ellos cabe citar a *Ephelota gemmipara* (fig. 91 m) y *Tokophrya cyclopum* (figuras 96 s, 100 k-m). En ellos pueden producirse prolongaciones plasmáticas o puentes de conjugación para entrar en contacto con la pareja conjugante, que también está fija (fig. 100 k). Las figuras 100 l-m muestran dos conjugantes vecinos, también de la especie *Tokophrya cyclopum*, después de haber entrado en contacto y después del desprendimiento de un conjugante y de la fusión con la previa formación de un sincarion antes de la desintegración de los dos macronúcleos todavía existentes.

LOS ORGÁNULOS CELULARES DE LOS PROTOZOOS

El núcleo con su función somática y el retículo endoplasmático

La significación del núcleo para las funciones vitales de la célula se hace patente cuando aquél se separa de la célula. Esto puede realizarse mediante la aspiración del núcleo con una micropipeta en el micromanipulador, o bien, puesto que los protozoos son en general muy capaces de regeneración, simplemente mediante merotomía, cortando el animal en fragmentos con núcleo y fragmentos sin núcleo. Tras la fragmentación del cuerpo celular (fig. 101) sigue en todos los casos el cierre de la herida. En las formas anucleadas se mantiene la capacidad de movimiento, la función de la vacuola pulsátil y, en algunas especies, también de momento la toma de alimento, pero se pierde siempre la capacidad de digestión del mismo. Experimentos comparados realizados con el ciliado *Stentor* demuestran que las formas anucleadas mueren en el mismo tiempo en que las nucleadas mueren de hambre si no se les da alimento. Si, después de la operación, se conservan en un medio carente de sustancias nutritivas amebas que hayan almacenado glucógeno y grasas en el citoplasma antes de la merotomía, al cabo de una semana los materiales de reserva son desintegrados completamente en las mitades nucleadas, mientras que ya no los utilizan las amebas anucleadas.

La regeneración morfológica se pone de manifiesto en la figura 101 en el ejemplo de *Chaos diffluens* y *Stentor coeruleus.* Sólo la ameba nucleada sobrevive (fig. 101 b, d). En el ciliado todos los fragmentos alcanzan una regeneración completa si se conservan partes del macronúcleo cortado (e-h), para lo cual bastan porciones sueltas del núcleo en forma de cadena. En cambio, los fragmentos sin núcleo sólo viven durante un corto tiempo (i-n). En *Stentor coeruleus* la presencia adicional del micronúcleo en el fragmento cortado no tiene ninguna influencia en la regeneración, mientras que en el ciliado *Euplotes patella* sólo los fragmentos que también poseen micronúcleo tienen a la larga capacidad de vida. No obstante, los fragmentos de ciliados que sólo poseen el micronúcleo no consiguen la regeneración. Estos experimentos demuestran la importancia del

núcleo celular para las funciones somáticas de la célula, y estas funciones en los ciliados son dependientes del macronúcleo, el cual por ello se denomina núcleo somático.

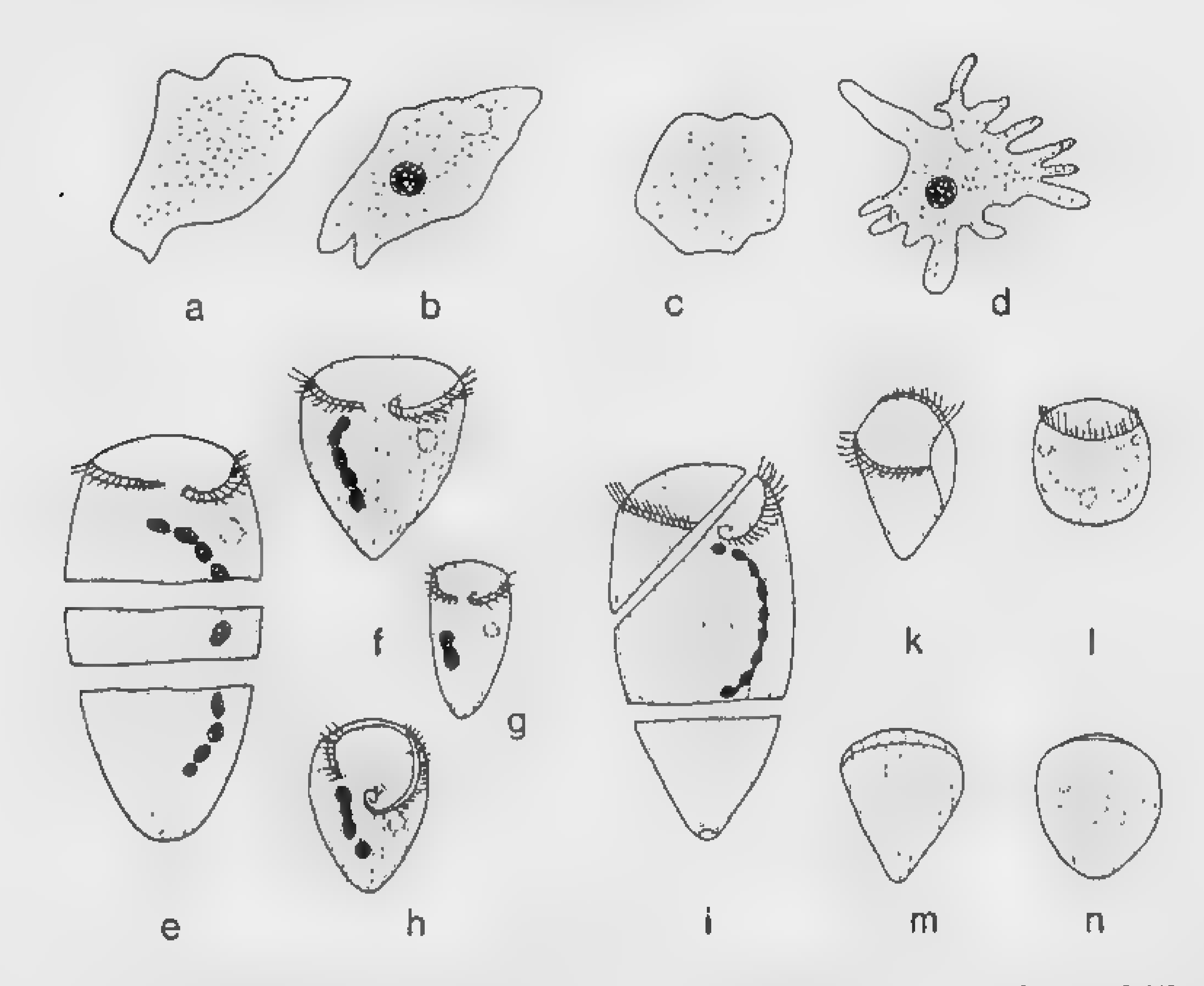


FIG. 101. **Experimentos de merotomía.** a-d: Disección de *Chaos diffluens (Amoeba proteus)* en un trozo que no contiene núcleo y uno que lo contiene; **a** mitad anucleada, **b** mitad nucleada, **c** regeneración de la mitad anucleada después de 2 días sin tomar alimento, **d** regeneración completa de la mitad nucleada, con pseudópodos, toma de alimento y capacidad de división. e-n: Disección de *Stentor coeruleus;* **e** fragmentación en 3 trozos con diferente contenido de macronúcleo, **f-h** 3 individuos en crecimiento con regeneración completa. **i** Fragmentación en 2 trozos sin núcleo y 1 con núcleo. Mientras que el trozo central, nucleado, se regenera completamente como f-h, los trozos sin núcleo sólo cicatrizan el corte pero luego degeneran (k-n).

Un análisis de las estructuras nucleares puede llevarse a cabo con el microscopio óptico o con el microscopio electrónico. Debido a una mayor densidad óptica, en algunos protozoos el núcleo puede distinguirse del citoplasma en una preparación sin teñir y con el microscopio óptico. Así, por ejemplo, el núcleo de muchas entamebas brilla como un anillo más claro con una iluminación por transparencia normal, mientras que en una imagen de contraste de fases aparece más oscuro que el citoplasma. Una representación más nítida de las estructuras nucleares se consigue con una tinción adecuada tras una fijación previa. En condiciones favorables se pueden diferenciar cuatro elementos fundamentales en la estructura nuclear,

tal como puede verse en la figura 102 en el ejemplo del núcleo ga-
móntico del foraminífero *Myxotheca arenilega.* La pared nuclear
separa el núcleo del citoplasma circundante. La sustancia nucleolar
forma aquí un anillo periférico consistente, que ha sido teñido con
hematoxilina férrica. En el interior del núcleo se encuentran los
cromosomas teñidos, en diversos tamaños y formas. Todos los es-
pacios más claros están ocupados por el carioplasma. En los núcleos
de la mayoría de los protozoos los cromosomas sólo pueden reco-
nocerse cuando el núcleo experimenta la división mitótica. En el
núcleo en reposo o en interfase los elementos estructurales de los
cromosomas están tan finamente distribuidos que no permiten su
reconocimiento.

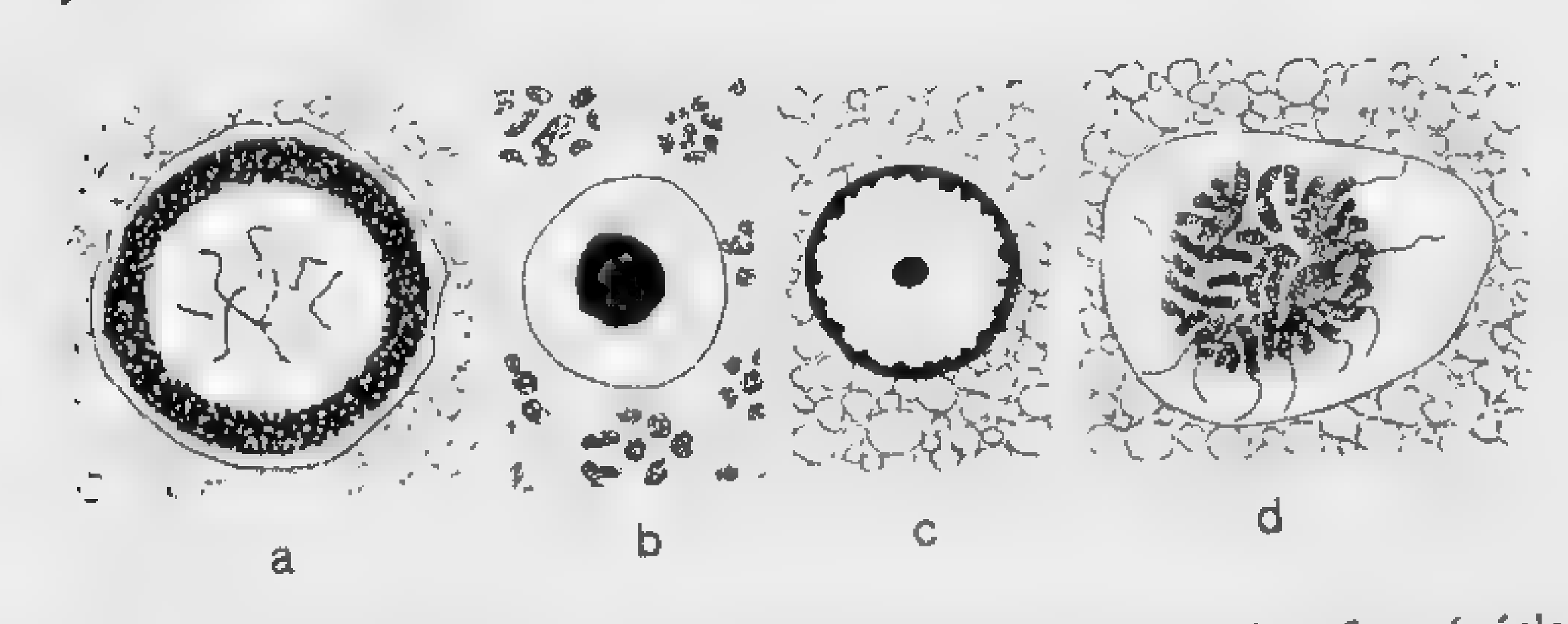


FIG. 102. **Estructura nuclear de los protozoos durante la interfase** (núcleo en reposo), después de tinción con hematoxilina. **a** *Myxotheca arenilega* (foraminíferos). Dentro de la delimitación del núcleo (membrana nuclear, envoltura nuclear), en la sustancia nuclear fundamental (carioplasma) hay un anillo consistente, de sustancia nucleolar, y en el interior de éste se ven los cromosomas claramente. **b** *Limaxameba* (amebinos). En el interior de la membrana nuclear la cromatina está toda (sustancia cromosomática y nucleolar) reunida de forma compacta en el centro del carioplasma (núcleo en forma de ampolla). **c** *Entamoeba histolytica* (amebinos). La cromatina está aplicada contra la membrana nuclear y además forma un corpúsculo interior en el carioplasma. El corpúsculo interior está compuesto sólo por sustancia nucleolar, la sustancia cromosómica sólo se aprecia en el anillo externo de cromatina. **d** *Pseudotrichonympha intraflexibilis* (polimastiginos). Estructura claramente visible de los cromosomas en espiral.

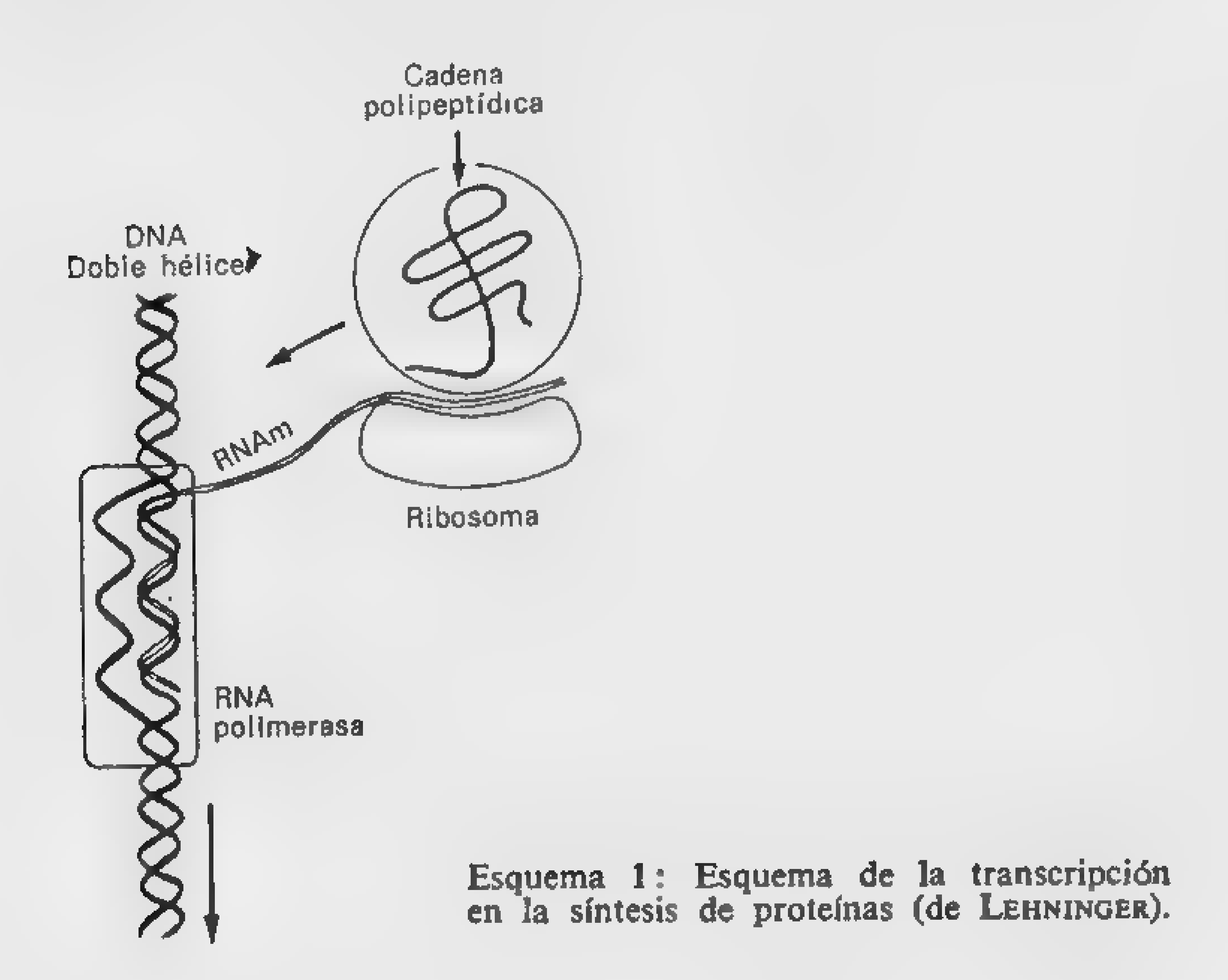
La ordenación de los elementos fundamentales en el núcleo puede ser muy variada. La figura 102 b muestra una estructura nuclear muy sencilla, el núcleo en forma de ampollita de una limaxameba, en el que los componentes cromatínicos del núcleo, teñidos con hematoxilina u otros colorantes básicos, están agrupados de forma compacta en el centro del núcleo, por lo cual se forma en la periferia del mismo una ancha zona de jugo nuclear o carioplasmática. En cambio, en el núcleo de las entamebas la cromatina se reparte entre un pequeño corpúsculo interior central y un anillo de cromatina en la cubierta nuclear. La especial capacidad de tinción de la

sustancia cromosómica y de la nucleolar contenida en el núcleo se debe a su contenido en ácidos nucleicos. El ácido desoxirribonucleico (DNA) es el principal constituyente de los cromosomas, que contienen poco ácido ribonucleico (RNA), mientras que la capacidad de tinción de la sustancia nucleolar con los colorantes usuales es determinada por el contenido de RNA.

La diferenciación de los elementos nucleares con contenido de DNA y de RNA se realiza de la mejor manera mediante la reacción de FEULGEN. Por hidrólisis en ácido clorhídrico caliente diluido se aislan del DNA, con formación de ácido apurínico, purina, guanina y adenina. Los grupos aldehído libres reaccionan con fucsina sulfurosa que se ha añadido, el reactivo de SCHIFF, con formación de un colorante rojo purpúreo. Puesto que esta reacción sólo se presenta en el DNA, los componentes con RNA no se tiñen. Así, la sustancia cromosómica es feulgenpositiva y la sustancia nucleolar es feulgennegativa. En el núcleo de *Myxotheca* (fig. 102 a) la reacción de Feulgen teñiría pues de violeta sólo los cromosomas centrales, mientras que el anillo externo de cromatina, como nucléolo, no se teñiría. En cambio, en el núcleo de *Entamoeba* (fig. 102 c) la tinción de Feulgen muestra que la sustancia cromosómica sólo es visible en el anillo externo de cromatina, mientras que el corpúsculo central del núcleo se manifiesta como nucléolo puro. También con la tinción con pironina-verde de metilo según el sistema de UNNA y PAPPENHEIM se puede conseguir una distinción del DNA y el RNA. Puesto que el verde de metilo tiene una mayor afinidad para el DNA, éste se vuelve verde, mientras que el RNA se tiñe de rojo por la pironina.

A pesar de que la sustancia cromosómica se hace visible con la reacción de Feulgen, ello no siempre es posible en el núcleo en interfase. También en el núcleo de *Entamoeba* la imagen de los cromosomas en el interior del núcleo sólo se hace visible durante la mitosis. Sólo en unos pocos protozoos los cromosomas se hacen visibles ya en el núcleo en reposo. A excepción de *Myxotheca arenilega,* en los euglenoidinos, los dinoflagelados y algunos polimastiginos (fig. 102 d) los cromosomas pueden reconocerse ya en el núcleo en reposo, y, en parte, también en una preparación sin teñir. Los cromosomas se originan por la alineación de los diversos genes, los factores genéticos, que en su conjunto determinan la especificidad morfológica y fisiológica de cada especie. La dotación cromosómica completa se denomina genoma. Un núcleo en el que cada factor genético está presente sólo una vez, o sea que sólo contiene un genoma, es un núcleo haploide. Los núcleos que poseen 2 genomas iguales son diploides, y los que poseen numerosos genomas iguales son poliploides. Los genes contenidos en los genomas y formados a partir del DNA determinan el acontecer futuro en la célula. Ellos proporcionan la información para la síntesis de las proteínas, que intervienen en la construcción de la célula como ele-

mentos estructurales y que, como enzimas, hacen posible el metabolismo celular en sus diferentes manifestaciones. El RNAm (RNA mensajero) lleva la información desde el DNA a los ribosomas, que son el lugar de la síntesis. El esquema 1 representa gráficamente estas relaciones. La flecha en la parte superior del esquema indica la dirección del movimiento del ribosoma.



Esquema 1: Esquema de la transcripción en la síntesis de proteínas (de LEHNINGER).

El número de cromosomas que hay en un genoma es muy variable, por lo que dentro de un mismo orden puede haber grandes diferencias. Por ejemplo, en los polimastiginos se conocen especies con 2, 8, 10, 12, 24, 26, 48 y 60 cromosomas en el genoma.
La mayoría de los núcleos de protozoos contienen 1 ó 2 genomas, o sea que son haploides o diploides. En los procesos sexuales los núcleos gaméticos son fundamentalmente haploides (fig. 103 c). Mediante su fusión (fig. 103 d), después de realizada la cariogamia todas las células zigóticas son fundamentalmente diploides (a). Si la división del zigoto es una división de reducción, o sea que se trata de una **meiosis zigótica** (fig. 103 A), todos los estadios vegetativos que de ella se originan son haploides. Estas condiciones se han comprobado para los fitomonadinos, algunos polimastiginos y para los esporozoos. Si el zigoto se divide por una simple mitosis sin reducción de los cromosomas, todos los estadios vegetativos son diploides (fig. 103 B). Esto es aplicable a los géneros de los heliozoos *Actinosphaerium* y *Actinophrys* y también a algunos polimastiginos y a todos los micronúcleos de los euciliados. Sólo cuando se han formado los núcleos gaméticos la división transcurre como una meiosis. Se trata de una **meiosis gamética.** Sólo en los foraminíferos se da —entre los protozoos— la **meiosis intermedia** (fig. 103 C). Del zigoto se desarrolla la fase vegetativa diploide del agamonte del cual, mediante la meiosis intermedia, se originan los jóvenes agametos haploides que, como gamontes haploides, forman las células gaméticas. Las fases vegetativas del agamonte diploide y del gamonte haploide producen así una alternancia de generaciones heterofásica.

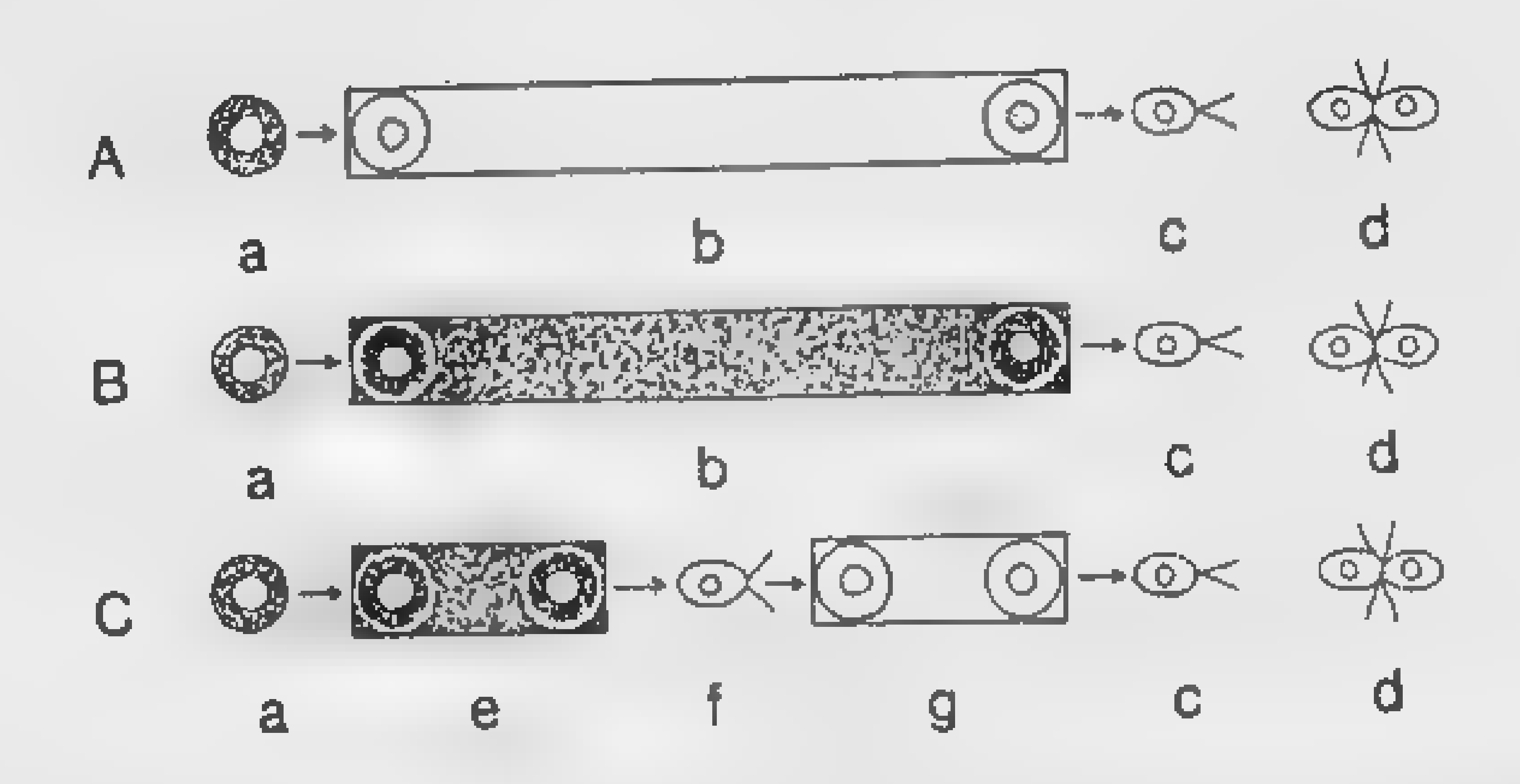


FIG. 103. Esquema de la **alternancia entre la fase haploide y la diploide,** según GRELL. Negro: diploide. Blanco: haploide. A: haplonte con meiosis zigótica. B: diplonte con meiosis gamética C: alternancia de generaciones heterofásica con meiosis intermediaria. **a** Zigoto, **b** fase vegetativa, **c** gameto, **d** copulación de dos gametos, **e** fase vegetativa del agamonte, **f** agameto, **g** fase vegetativa del gamonte.

Además de los núcleos haploides y diploides, en los protozoos se presentan también núcleos poliploides. La tinción de Feulgen de los macronúcleos demuestra que en la mayoría de los euciliados hay una gran riqueza de DNA, con una cantidad variable de zonas nucleolares intermedias. En macronúcleos laxos, como por ejemplo en *Nassula ornata* (fig. 104 a), en el momento de la división del micronúcleo se hacen también visibles en el macronúcleo imágenes de división de estructuras cromosómicas. Tales imágenes de división cromosómica se reconocen también en el macronúcleo que crece lentamente del suctor *Ephelota gemmipara,* así como en la formación del macronúcleo en el exconjugante de *Bursaria truncatella* y en *Stentor polymorphus.* La cantidad de estructuras cromosómicas reconocibles sobrepasa en mucho el contenido en cromosomas del micronúcleo diploide correspondiente, del cual se desarrolla el macronúcleo después de la conjugación. Por tanto, en la formación del macronúcleo tienen que ocurrir repetidas mitosis sin división nuclear. A este proceso se le denomina **endomitosis,** y conduce a la

poliploidización endomitótica. Los núcleos así originados se denominan a menudo núcleos polienérgidos. Es interesante el hecho de que, como demuestran los experimentos de merotomía, las funciones somáticas de los euciliados altamente desarrollados están regidas por estos núcleos poliploides y no por el micronúcleo diploide. La participación relativa del DNA en la célula es evidente que tiene importancia en relación con los procesos del metabolismo. Mediciones espectrofotométricas demostraron, con relación al micronúcleo diploide, que el grado de poliploidización es muy diferente en las diferentes especies. Mientras que *Stylonychia mytilus* (fig. 86 f) es sólo 64 ploide, *Nassula ornata* (fig. 104 a) es 230 ploide, *Paramecium aurelia* 860 ploide, *Bursaria truncatella* (fig. 82 b) 5000 ploide e *Ichthyophthirius multifiliis* (fig. 93 e) 12 600 ploide. Pero no sólo la cantidad de DNA, sino también la superficie de contacto entre el núcleo y el citoplasma experimenta en muchos casos un aumento según la forma del macronúcleo. Son muy pocos los ciliados que poseen un macronúcleo redondo que, en relación a su volumen, tiene la mínima superficie de contacto (figs. 78 b, 79 a, c). En muchos casos el macronúcleo adquiere una forma ovalada (figs. 75 c,

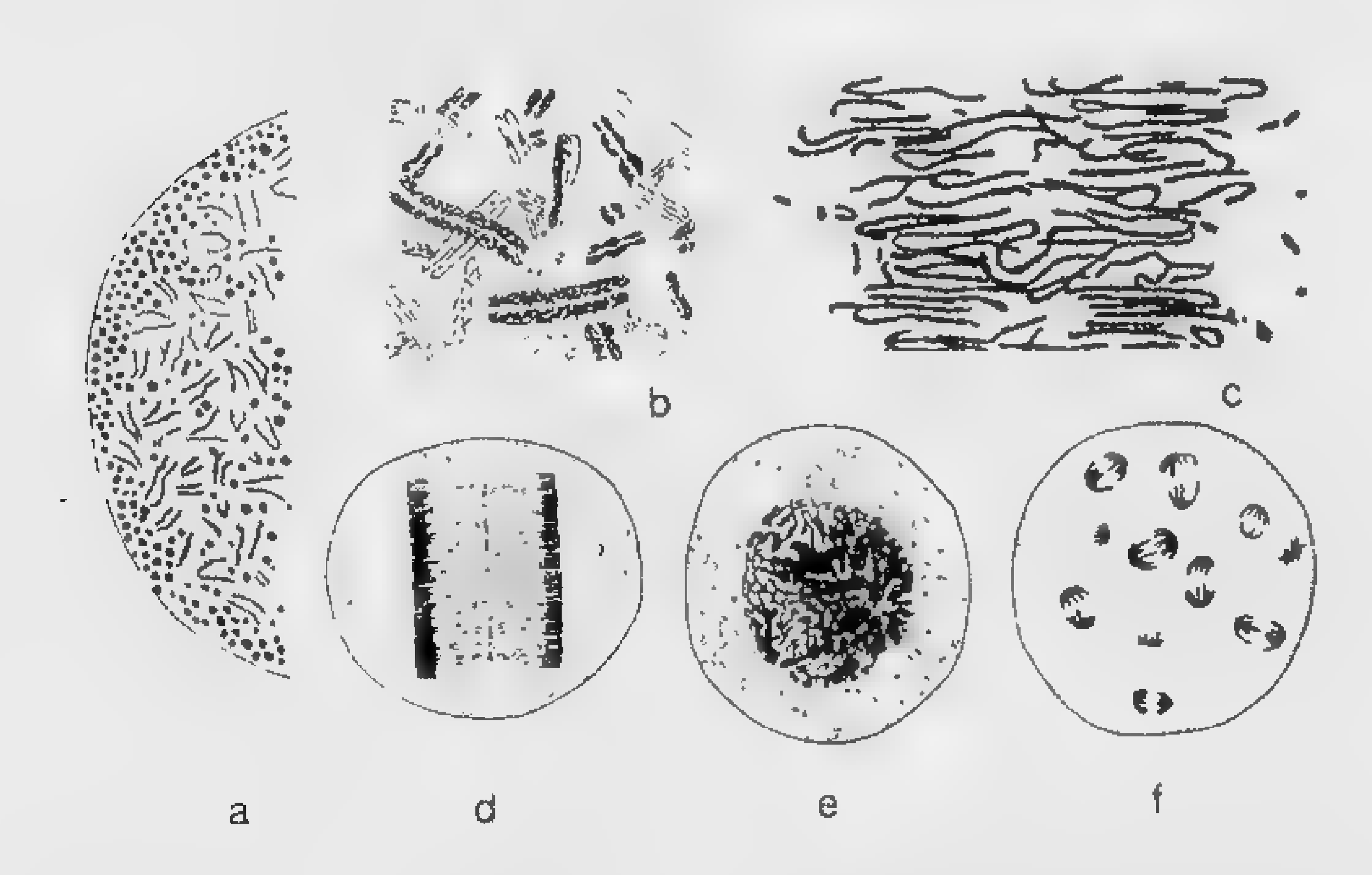


FIG. 104 **Núcleos poliploides. a** *Nassula ornata* (ciliado, hipostomados). Imagen parcial del macronúcleo con cromosomas en división (enendomitosis). **b-f** *Aulancantha scolymantha* (radiolario). **b** Fragmento del núcleo en la cápsula central con cromosomas en endomitosis, **c-d** bipartición del núcleo, **c** inicio de la bipartición, imagen parcial de la placa ecuatorial con numerosos genomas (a mayor aumento), **d** separación de las placas hijas. **e-f** Formación del núcleo de las zoósporas, **e** disolución de la membrana nuclear en la cápsula central [illegible]

76 a, 77 c, 84 g). También se consigue un aumento de la superficie nuclear mediante el alargamiento del núcleo (figs. 80 a-d, 84 a-f), así como mediante ramificaciones (figs. 91 h, k, l, 94 d), formación de cadenas (figs. 82 a, d, e, 101 e, i) o formación de varios macronúcleos individuales (figs. 75 f, g, 94 a-d).

Sin embargo, los núcleos poliploides no se presentan únicamente en los ciliados, sino también en los radiolarios tripíleos. Un fragmento muy aumentado del núcleo en la cápsula central de *Aulacantha scolymantha* (fig. 104 b) muestra la escisión de los cromosomas durante la poliploidización endomitótica. Si en la bipartición hay división de la cápsula central (fig. 43 e), en la división nuclear se forma una placa ecuatorial con una gran cantidad de cromosomas cintiformes (fig. 104 c), los cuales, con la formación de las placas hijas, se reparten entre los núcleos hijos (fig. 104 d). Para la formación de zoósporas en un radiolario (fig. 43 f, g) se produce en primer lugar la disolución de la membrana del núcleo primario en la cápsula central, tras lo cual los numerosos genomas cromosómicos que están en el centro se distribuyen en el plasma de la cápsula central (fig. 104 e) y, como núcleos secundarios, conducen a la formación de los numerosos núcleos de las zoósporas. En muchos casos, en los protozoos homocarióticos tiene lugar un aumento de la sustancia cromosómica, simplemente por la presencia de varios núcleos. Ejemplos de ello los proporcionan, en los protomonadinos, los distomados (fig. 18 g, k) y los polimastiginos (fig. 20 d, e), así como la ameba *Pelomyxa palustris* (fig. 27 a), el heliozoo *Actinosphaerium eichhorni* (fig. 32 a) y también los ciliados homocarióticos (fig. 73).

Si bien la mayoría de los euciliados poseen macronúcleos poliploides, algunos géneros holotricos, así como los foraminíferos heterocarióticos, poseen sólo macronúcleos diploides. Ya se trató este tema al hablar de la multiplicación y la sexualidad de los ciliados. En tales casos los macronúcleos no pueden dividirse, sino que siempre se forman de nuevo a partir de micronúcleos diploides (fig. 94). También en estos ciliados se consigue un aumento del DNA y de la superficie de contacto debido a la plurinuclearidad (figs. 74 f, 75 f).

En los foraminíferos heterocarióticos, los cromosomas contenidos en el macronúcleo se hacen visibles durante la meiosis de los micronúcleos (fig. 103 C: paso de e a f). Cuando los micronúcleos inician la división meiótica, en *Rotaliella roscoffensis* se afloja el macronúcleo del agamonte y se desintegra, con lo que los cromosomas quedan libres (fig. 105 a, b). Por un desarrollo erróneo pueden originarse eventualmente agamontes que sólo poseen macronúcleo y carecen de micronúcleo (fig. 105 c). Al igual que los ciliados sin micronúcleo, éstos también son capaces de vida y de crecimiento. [illegible]

la desintegración del macronúcleo (fig. 105 d) y con ello, tras la pérdida de las funciones somáticas, se produce la muerte celular.

Lo mismo que en los ciliados, tampoco en los foraminíferos se desarrollan las formas que sólo poseen micronúcleos. En contraposición a estos foraminíferos, los ciliados con macronúcleo poliploide son capaces de vida y reproducción ilimitada. La capacidad de división del macronúcleo poliploide se representó en la figura 93. De esta forma, razas de ciliados sin micronúcleo como las que se encuentran ocasionalmente en la Naturaleza pueden mantenerse me-

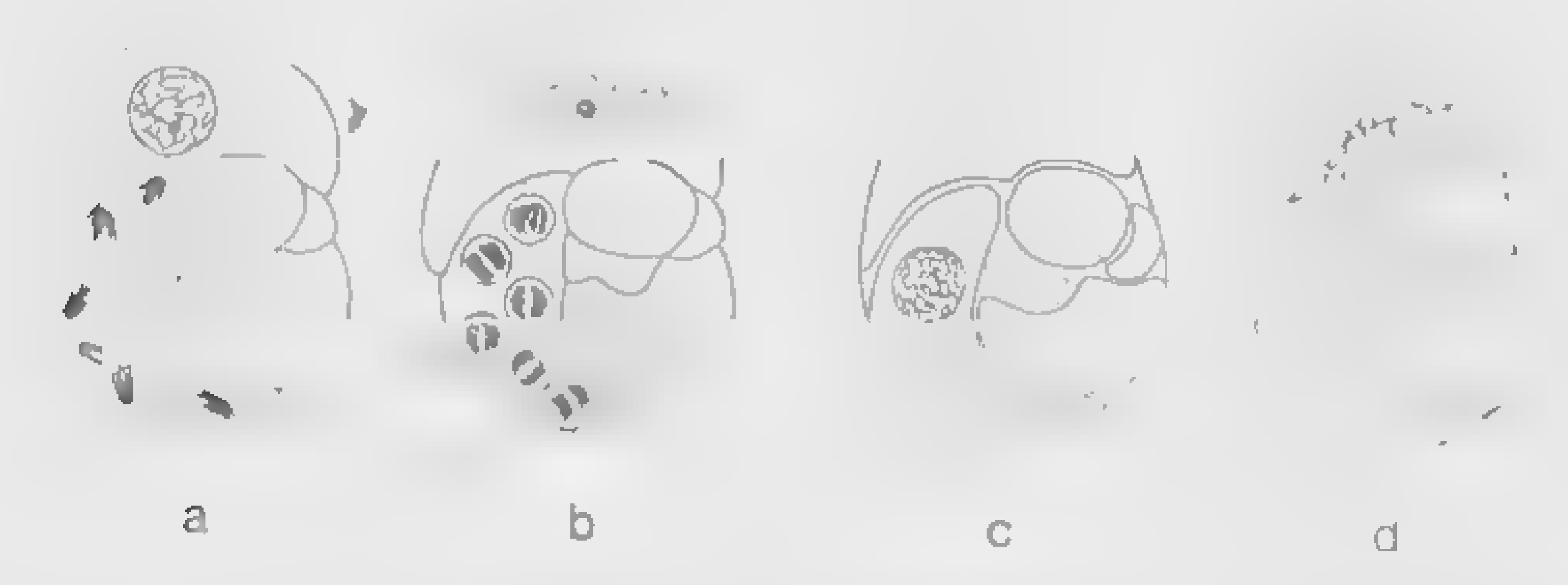


FIG. 105. **Macronúcleos diploides en los foraminíferos.** a-d *Rotaliella roscoffensis.* **a** División meiótica de los 3 micronúcleos (anafase con agamontes adultos) claras estructuras cromosómicas del macronúcleo diploide en la cámara externa, **b** desintegración del macronúcleo, mitosis de los micronúcleos en la metafase, **c** agamonte anormal sin micronúcleos, sólo con un macronúcleo, **d** desintegración del macronúcleo cuando el agamonte ha alcanzado el tamaño necesario para la meiosis.

diante multiplicación asexual, tal como se comprobó en cultivos de *Tetrahymena pyriformis, Oxytricha hymenostoma, Oxytricha fallax, Urostyla grandis, Didinium nasutum, Colpoda steini* y *Paramecium bursaria.* Estos experimentos confirman los resultados de los experimentos de merotomía según los cuales el macronúcleo es responsable de las funciones somáticas celulares. Para representar la parte de DNA en la imagen microscópica de una célula se utiliza, como ya hemos explicado anteriormente, la reacción de Feulgen. A este respecto interesa saber, puesto que los genes de los cromosomas también rigen las funciones somáticas de la célula, si la indicación positiva de existencia de DNA en la célula de los protozoos está siempre asociada con los cromosomas. Que esto no siempre es así se comprobó mediante el análisis estructural de los mitocondrios y los plastos, y especialmente el del cinetoplasto de los tripanosomáticos (figs. 17 b-d, 18 d). Este orgánulo autónomo situado cerca del corpúsculo basal del flagelo contiene en su centro DNA (fig. 112), sin que siempre estén presentes en el núcleo las conocidas estructuras cromosómicas.

En oposición a los cromosomas, la sustancia nucleolar contiene

sólo RNA. La cantidad de RNA del núcleo es dependiente de su estado fisiológico. La figura 106 muestra el núcleo de *Chaos diffluens (Amoeba proteus)* después de haber sido teñido con galocianina-alumbre de cromo, procedimiento por el que se tiñen el DNA y el RNA. Si el RNA es desintegrado por el enzima ribonucleasa antes de la tinción, se forma la imagen representada en 106 b. La figura 106 c muestra la imagen nuclear de la ameba tras la división mitótica. La parte de RNA se consumió durante la mitosis. *Gregarina cuneata* (fig. 49 b), una gregarina del gusano de la harina que durante el período de crecimiento alcanza un tamaño considerable, tras la tinción con los colorantes básicos normales presenta un núcleo muy grande (fig. 106 d). Cuando después de la formación de la sicigia empiezan las divisiones mitóticas nucleares (fig. 48 o), desaparece la parte de RNA (fig. 106 e). La parte de DNA que en esta especie se ve ya con anterioridad, el «núcleo generativo», inicia ahora la mitosis.

Los experimentos de merotomía parecen indicar que la parte de RNA del núcleo pasa al citoplasma. La capacidad de tinción del citoplasma con colorantes básicos se ve disminuida al cabo de pocos días en el segmento carente de núcleo. Después de 10 días el con-

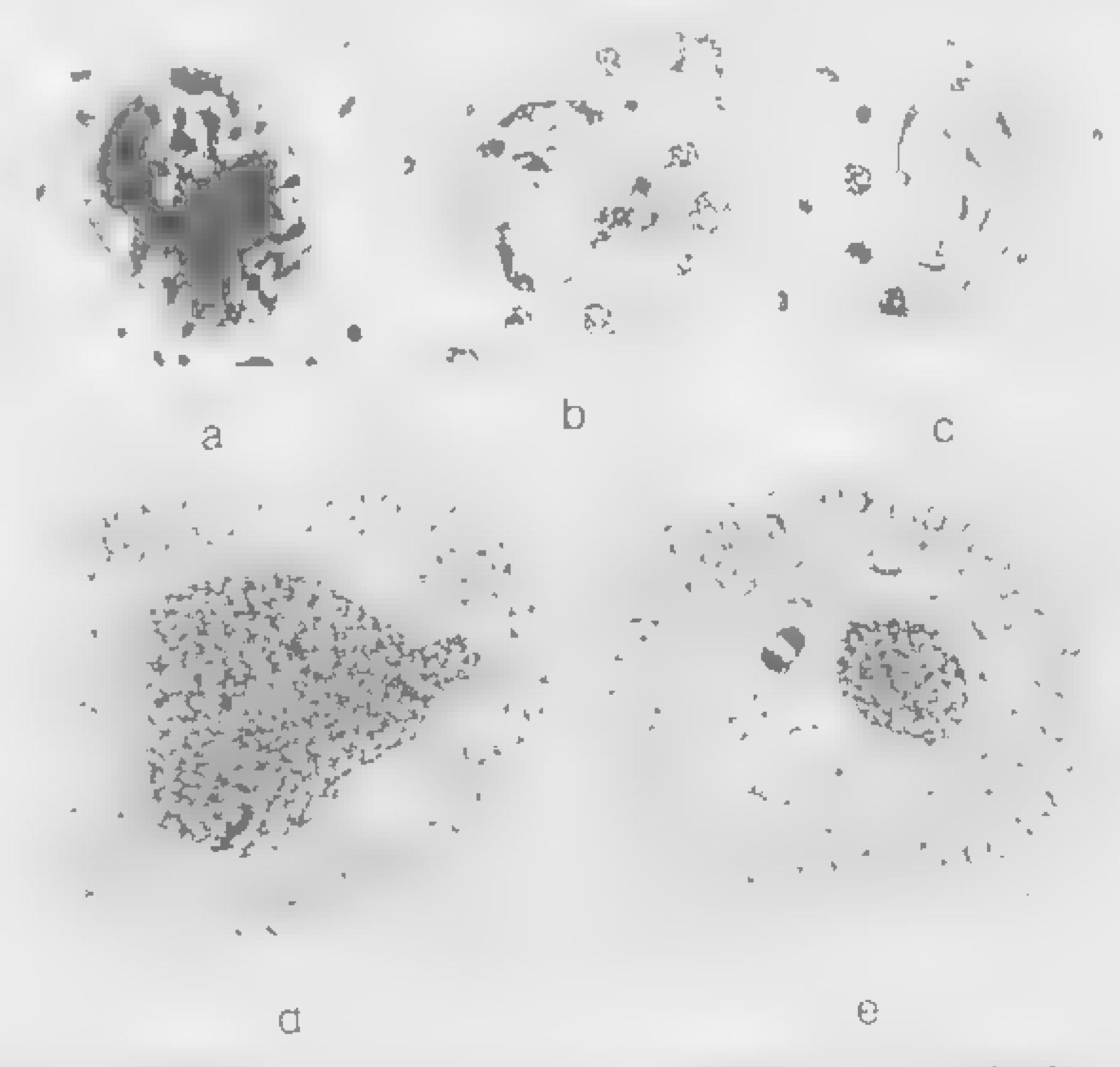


FIG. 106. **Distribución de la sustancia cromosómica y nucleolar en el núcleo.** a-c *Chaos diffluens (Amoeba proteus),* tinción del núcleo con galocianina-alumbre de cromo. **a** Núcleo normal en reposo, tinción tras tratamiento de cuatro horas sólo con H_2O, **b** tinción tras tratamiento de cuatro horas con ribonucleasa, **c** núcleo después de la mitosis, sin tratamiento previo. d-e *Gregarina cuneata,* **d** Núcleo teñido durante el período de crecimiento de la gregarina, sustancia cromosómica en el interior («porción nuclear generativa»), en el exterior abundante sustancia nucleolar, **e** disolución de la sustancia nucleolar al inicio de la mitosis de la porción generativa ahora libre.

tenido de RNA del citoplasma ha bajado ya a un 60 %. Si se alimentan amebas con sustancias nutritivas que contengan P^{32} radiactivo, la radiactividad puede comprobarse en el núcleo. Si se implanta un núcleo así a una ameba no tratada en un medio de cultivo normal, la radiactividad se transmite al citoplasma. Otra prueba de la importancia del núcleo para las tareas del RNA en el citoplasma la proporcionaron las investigaciones realizadas con el ciliado *Tetrahymena pyriformis* (himenostomados) (fig. 78 d). Si después de la merotomía se colocan un fragmento sin núcleo y uno con núcleo en una solución nutritiva estéril con el elemento estructural radiactivo del RNA, H^3-citidina, sólo hay formación de RNA en el citoplasma del fragmento que contiene núcleo, el cual, gracias a su radiactividad, es fácilmente visible (fig. 107 b). Como demostraron las investigaciones realizadas con los cromosomas gi-

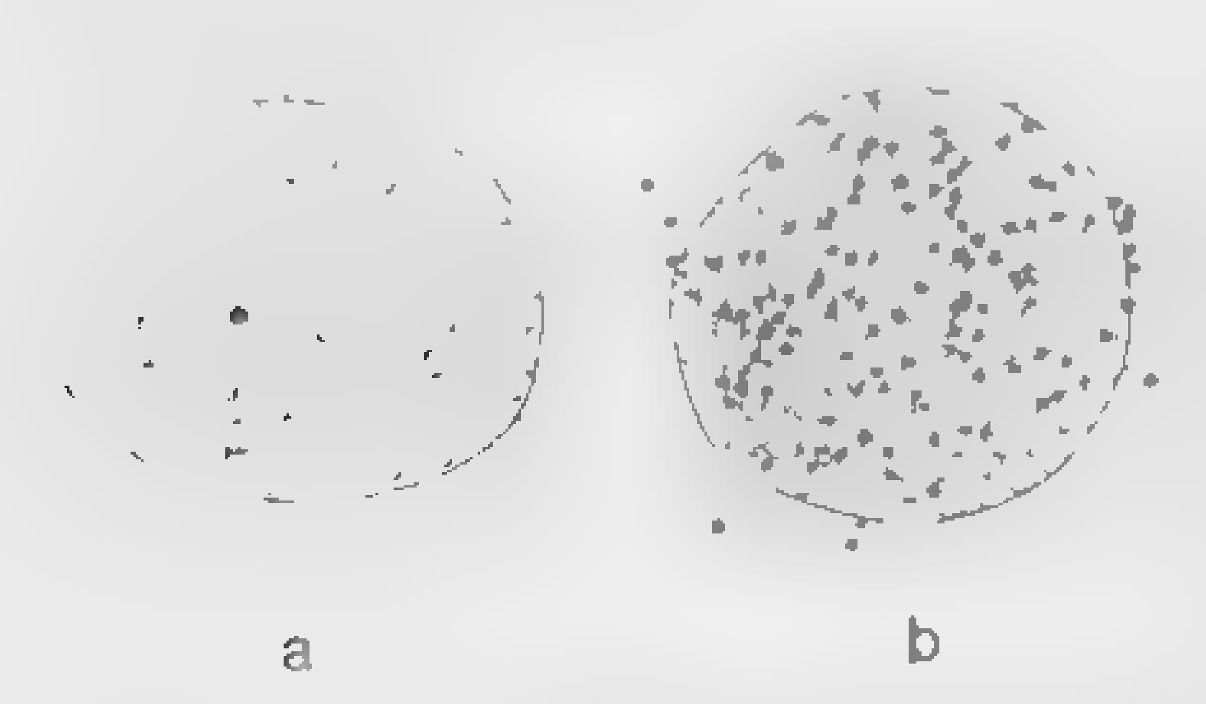


FIG. 107. Dependencia de la formación de RNA en el citoplasma respecto del núcleo celular. a-b *Tetrahymena* (ciliado, véase fig. 78 d). Prueba de la formación de RNA en el citoplasma mediante radiactividad si se colocan los protozoos en un medio nutritivo estéril con el elemento estructural del RNA, H^3-citidina, después de una merotomía previa. a fragmento de *Tetrahymena* sin núcleo: no hay formación de RNA, b fragmento con núcleo: abundante formación de RNA.

gantes de los dípteros, el RNA se forma aquí en lugares determinados de los cromosomas, en los organizadores del nucléolo. Los nucléolos del núcleo sirven al RNA como lugar de reunión para una parada transitoria. La sustancia fundamental de los nucléolos son proteínas. El contenido de RNA es por lo general de sólo un 5 a un 10 %. Estas relaciones hacen suponer cuán importante es la proporción de cromosomas y, con ello, también la poliploidía para las funciones somáticas del núcleo. Si hasta ahora se ha afirmado la importancia del núcleo con sus genes para las funciones somáticas de todo el cuerpo celular, en cambio se demuestra que también un núcleo aislado sin su citoplasma no es capaz de vida. El núcleo y el citoplasma constituyen conjuntamente una unidad fisiológica. Para poner de manifiesto estas interrelaciones debemos exponer aquí detalladamente las investigaciones realizadas con el microscopio electrónico. De ellas se deduce que el núcleo no es en modo alguno un cuerpo que se halla en el citoplasma encerrado dentro de la pared nuclear. La figura 108 muestra en esquema, abajo a la izquierda, un núcleo cortado, con una pared nuclear que contiene poros y que está constituida por dos membranas. Cada

una de estas membranas elementales tiene un diámetro de unos 70-80 Å (1 Angstrom es la diezmillonésima parte de un milímetro = 10^7 mm). El espacio entre las dos membranas, el espacio perinuclear, puede tener una anchura variable, que oscila entre 100 y 150 Å. Las dos membranas nucleares y el espacio perinuclear se diferencian por su comportamiento frente al osmio. Mientras que las membranas son osmiófilas, el espacio perinuclear es osmiófobo.

Existen tres posibilidades para el intercambio de sustancias entre el interior del núcleo y el citoplasma: un intercambio a través del sistema de poros, a través de la formación de vesículas y a través del sistema de canales del retículo endoplasmático. Los **poros del núcleo,** con un diámetro de 300-1000 Å, no convierten en modo

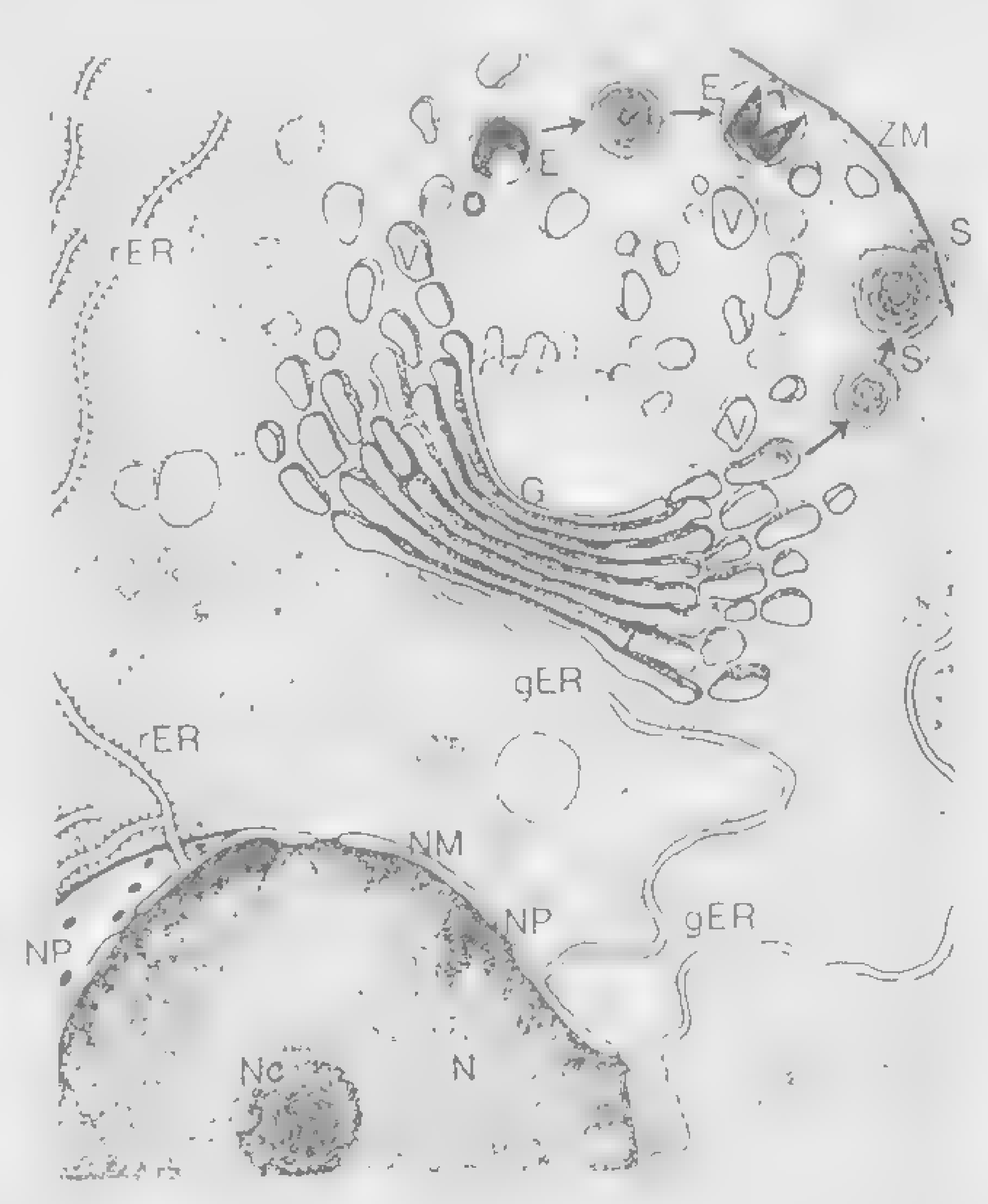


FIG. 108. **Núcleo, retículo endoplasmático y aparato de Golgi.** (Esquema de la imagen obtenida con el microscopio electrónico.) G = Elementos fundamentales del aparato de Golgi, V = vesícula, E = eyectisoma, S = escamas, ZM = membrana celular, N = núcleo celular, NM = pared nuclear con membrana interna y externa del núcleo, NP = poros del núcleo en la pared nuclear, gER = retículo endoplasmático liso, rER = retículo endoplasmático granular con ribosomas, Nc = nucléolo.

alguno al núcleo en un orgánulo abierto. Los experimentos han demostrado que una abertura practicada en la pared nuclear conduce a la muerte. Las imágenes proporcionadas por el microscopio electrónico hacen pensar que los poros celulares están provistos de un diafragma, pero aquí se presenta la cuestión de saber si tales diafragmas no serían sólo temporales, formándose cuando fuesen necesarios. No obstante, la comprobación de que las sustancias macromoleculares como las seroproteínas no difunden hacia el interior del núcleo demuestra que existe una selección. Así, pues, lo mismo que todas las membranas biológicas, también los poros nucleares son permeables sólo de forma condicionada, pues en el sentido inverso incluso sustancias macromoleculares pueden pasar del interior del núcleo al citoplasma. Los poros de algunas amebas (*Chaos diffluens, Pelomyxa* sp.) tienen por el lado del carioplasma unos engrosamientos cilíndricos, anulares, con una estructura alveolar o hexagonal. También existen tales estructuras en *Gregarina rigida.* En *Endamoeba blattae,* que vive en la cucaracha, hay estructuras similares adheridas a la membrana nuclear externa.

Otra posibilidad de paso de una sustancia del núcleo al citoplasma es la **formación de vesículas** en la pared nuclear. Entre las amebas esta posibilidad se ha comprobado para la ameba *Pelomyxa carolinensis.* Mediante evaginaciones de la pared nuclear hacia el citoplasma y la subsiguiente constricción de dichas invaginaciones se forman vesículas, es decir, ampollitas, que luego se disuelven en el citoplasma y liberan su contenido.

Merece especial atención el descubrimiento de que también en los protozoos se ha comprobado una relación directa del retículo endoplasmático con el espacio perinuclear. El **retículo endoplasmático** es un sistema de canales fino y ramificado que, evidentemente, atraviesa todo el citoplasma. Su imagen en el microscopio electrónico aparece en forma tubular o formando pequeñas ampollitas y sáculos aplanados, pero esta imagen variable puede ser producida por los diversos cortes. La membrana del retículo endoplasmático contiene proteínas, fosfolípidos y abundante RNA. Lo mismo que la membrana nuclear interna, sirve también para la selección de las sustancias que son transportadas a través del lumen del retículo endoplasmático desde el carioplasma al citoplasma, o a la inversa.

El sistema de canales del retículo endoplasmático, que está delimitado por una membrana elemental, se encuentra embebido en el **citoplasma fundamental,** el **hialoplasma,** y se comunica con el espacio perinuclear (fig. 108). Hay que distinguir dos formas: a la derecha del núcleo, en la figura 108, el retículo endoplasmático liso, y a la izquierda el retículo endoplasmático granular. Entre estas dos formas no existe ninguna diferencia fundamental. La imagen del retículo granular, que, según una designación más antigua, también recibe el nombre de ergastoplasma, se origina a partir de la forma lisa por acumulación de gránulos con un diámetro

de 100-150 Å. Estos gránulos adheridos al retículo son ricos en RNA y se denominan **ribosomas.** Pueden también encontrarse en el hialoplasma entre los canales del retículo endoplasmático, especialmente en células con síntesis intensa de proteínas, pues es en los ribosomas donde tiene lugar la síntesis proteínica (esquema 1, página 114).

La figura 109 muestra de nuevo una micrografía electrónica, tomando como ejemplo *Trypanosoma gambiense* (fig. 18 c), en la que se aprecia la comunicación abierta entre el retículo endoplasmático y el espacio perinuclear. La membrana nuclear externa pasa sin solución de continuidad al retículo endoplasmático. Sin embargo, esta posición del núcleo celular en el RE no tiene por consecuencia una situación rígida del núcleo dentro del cuerpo celular de los protozoos. Estas estructuras internas no son elementos fijos. En algunas amebas se ve el núcleo que efectúa un movimiento de rotación mientras se mueve todo el citoplasma; sólo en protozoos en los que existe un refuerzo interno mediante elementos fibrilantes de sostén, como en algunos ciliados, la localización del núcleo dentro del cuerpo celular es fija. Esto es así principalmente en los entodiniomorfos, muy reforzados (fig 84).

La posesión de una pared nuclear, hecho por el que los protozoos se clasifican con los eucariotas, no es un carácter general. En la mayoría de las células eucarióticas, durante la mitosis la pared nuclear se desintegra junto con la membrana externa del retículo endoplasmático. Sólo después de la telofase se forma de nuevo la pared nuclear. Este proceso transcurre siempre en dependencia directa del estado del núcleo, o sea que, como ocurre con todo lo que acontece dentro de la célula, es inducido por el núcleo. Pero en algunos portozoos el proceso de la desintegración puede transcurrir de otra manera. Así por ejemplo, en la ameba *Chaos diffluens* sólo se desintegran los prismas (anillos) internos.

Aparato de Golgi y aparato parabasal

En los protozoos y en otras células eucarióticas el **aparato de Golgi** debe distinguirse del retículo endoplasmático como un sistema de membranas con estructura microscópica propia. La figura 108 muestra el aspecto característico de este orgánulo celular cuyos elementos fundamentales son unos sáculos laminares apilados, comprimidos en el centro y ensanchados en los extremos, curvados como en forma de recipiente y llenos de líquido. El conjunto de estos sáculos denominados cisternas, que por lo general consta de 5 a 8 cisternas, pero que en las euglenas consta de 20 a 30 cisternas, constituye el dictiosoma, de un tamaño de 0,5-2 μm, de cuyos extremos se desprenden vesículas más grandes o más pequeñas que actúan como órganos de transporte. También las vacuolas grandes pueden

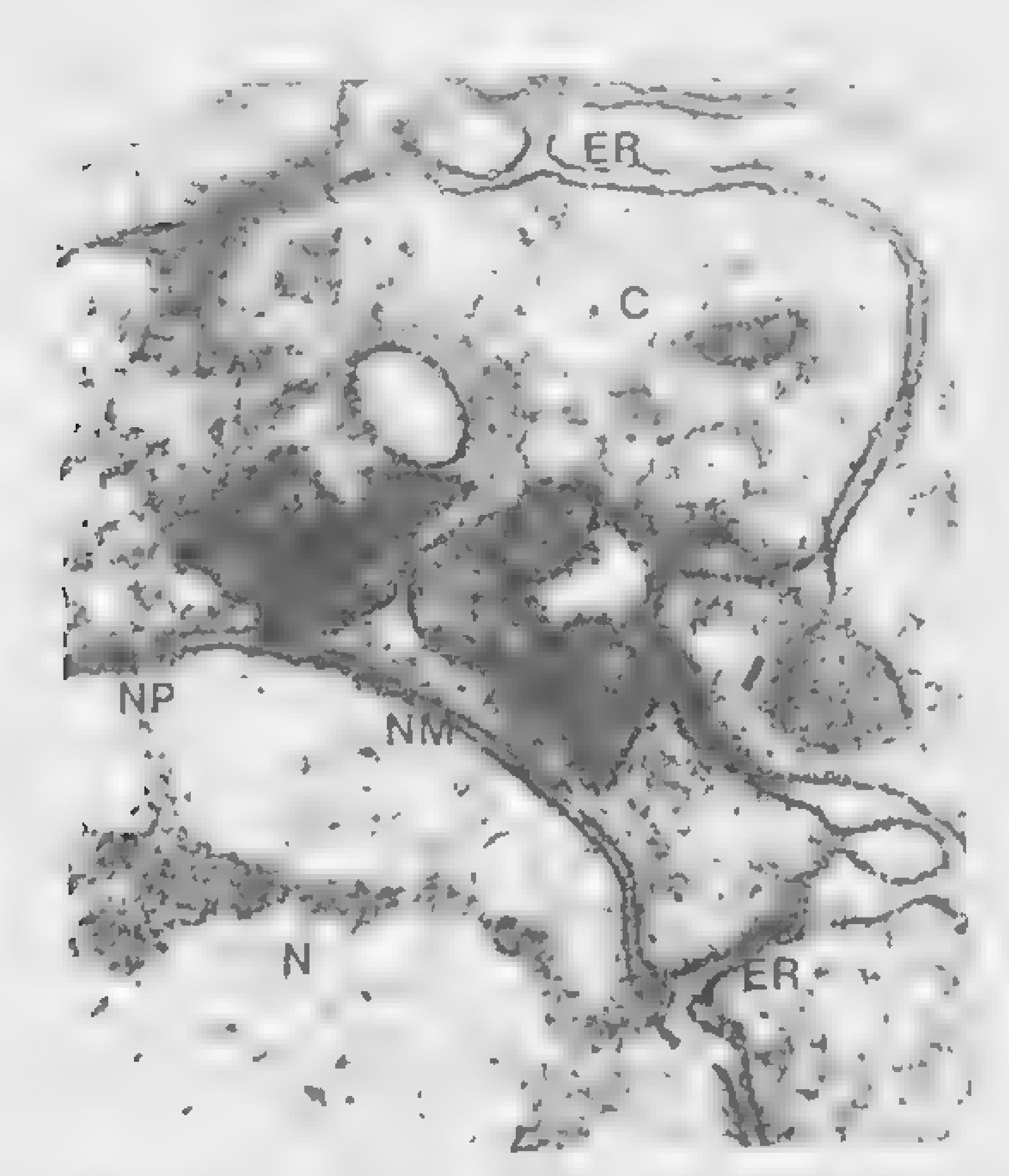


Fig. 109. **Núcleo y retículo endoplasmático** de *Trypanosoma gambiense*. N = núcleo celular, NM = pared nuclear, NP poro de la pared nuclear, ER = = retículo edoplasmático, C = citoplasma fundamental. Aumento 47 400 ×.

fundirse en un grupo, tal como se ve en la figura 108 en el lado cóncavo del dictiosoma. El número y tamaño de los complejos de Golgi varían en las diferentes especies de protozoos. El aparato de Golgi puede estar localizado al azar en el citoplasma o bien tiene una situación típica respecto al núcleo celular. Esto es válido principalmente para los polimastiginos, en los que se hacen visibles **aparatos parabasales** con el microscopio óptico después de fijación con osmio.

En contraposición a los aparatos de Golgi normales, que pueden reconocerse con el microscopio óptico después de un tratamiento con nitrato de plata o tetraóxido de osmio debido a los precipitados metálicos, los cuerpos parabasales, más fácilmente visibles, muestran en el microscopio electrónico, junto al complejo de Golgi membranoso, un filamento parabasal bien formado, una fibra proteínica que corre a lo largo del cuerpo parabasal y que presenta franjas transversales (fig. 110). El aspecto del aparato parabasal es variable: en *Tritrichomonas caviae* es largo, estirado (fig. 19 b); en *Devescovina striata* y *Macrotrichomonas pulchra* el cuerpo parabasal, situado en posición anterior alrededor del axostilo, termina en

una espiral parabasal (fig. 20 a, b). El aparato parabasal de *Lophomonas blattarum* forma una corona de radios alrededor del núcleo (figura 20 f), mientras que en *Trichonympha collaris* el núcleo está rodeado por estructuras grandes y filamentosas pertenecientes al aparato parabasal (fig. 21).

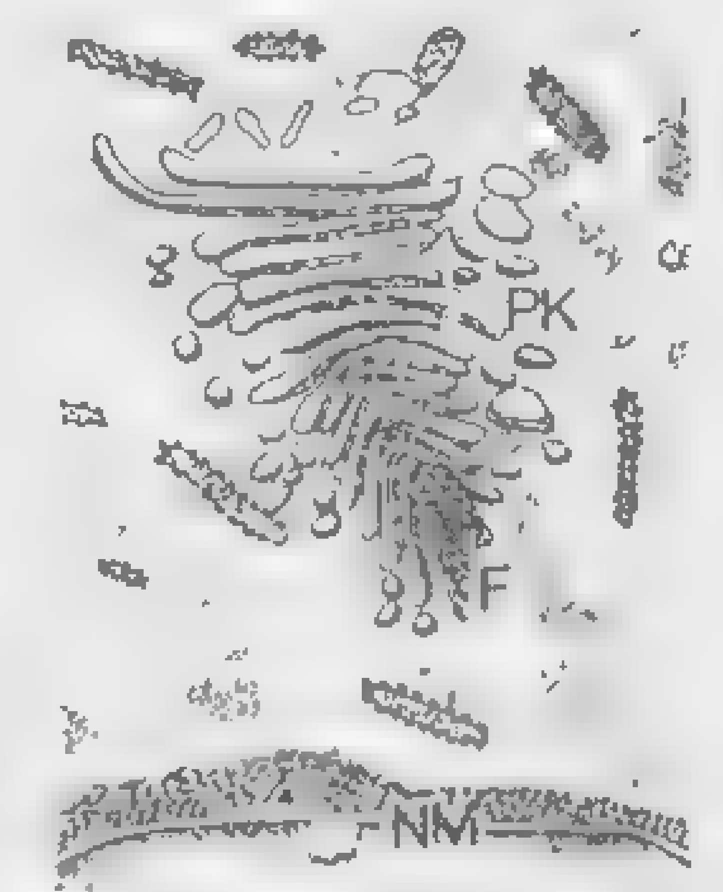


Fig. 110 . **Sección transversal de un cuerpo parabasal** de *Trichonympha* (polimastigino, véase fig. 21). PK = cuerpo parabasal, F = filamento del cuerpo parabasal, NM = pared nuclear. Aumento 20 000 ×.

El aparato de Golgi normal se conoce hasta ahora en muchos flagelados, en los esporozoos y en diversas amebas. Parece que en los ciliados el aparato de Golgi no es un orgánulo celular constante. Así, por ejemplo, en *Tetrahymena pyriformis* sólo se pudo comprobar durante la conjugación pero no en la fase de crecimiento. Las membranas del aparato de Golgi corresponden, en cuanto a consistencia, a las membranas del retículo endoplasmático. Al igual que el RE liso están libres de ribosomas, pero no obstante, investigaciones bioquímicas realizadas con sustancia de Golgi centrifugada y aislada demuestran que prácticamente no hay contenido de RNA. Se ha comprobado que hay fosfolípidos como sustancia de membrana y abundancia de fosfatasa ácida, un enzima de los lisosomas, que tienen gran importancia en la transformación del alimento tomado. En algunos protozoos, como el flagelado *Chrysochromulina chiton,* puede reconocerse una continuidad entre los dictiosomas del aparato de Golgi, el retículo endoplasmático y los lisosomas.

La forma y función de los dictiosomas del aparato de Golgi están bajo el control del núcleo celular. Si se separa el núcleo de la ameba *Chaos diffluens,* el tamaño de las cisternas se reduce, así como también se reduce el número de cisternas en el dictiosoma. La importancia del aparato de Golgi para la célula no está aún aclarada del todo. Según los resultados obtenidos hasta ahora, el aparato de Golgi sirve para la secreción de proteínas y polisacáridos, así como para la síntesis de glucoproteínas. En algunos protozoos el aparato de Golgi se encuentra en la zona de la vacuola contráctil, de forma que también aquí parece posible una influencia en la regulación hídrica de la célula, ya que también la concentración celular de secre-

ciones está relacionada con una cesión de agua. Así se originan, por ejemplo, las estructuras refringentes que, como eyectisomas (véase también fig. 137 e) se encuentran en la pared de la citofaringe de los criptomonadinos, como es el caso de *Cryptomonas ovata* y *Chilomonas paramecium* (fig. 5 a, b). También las escamas depositadas sobre las membranas celulares de algunos flagelados, por ejemplo de los crisomonadinos, se forman en el aparato de Golgi y son transportadas a través de vesículas a la superficie celular (fig. 108).

Mitocondrios y cinetoplasto

Los **mitocondrios** pertenecen también a los orgánulos celulares membranosos. Son gránulos con tendencia a formar filamentos al unirse unos con otros. Son orgánulos celulares con gran plasticidad y un diámetro de 0,5-1 µm y una longitud de hasta 10 µm, que se mueven libremente en el citoplasma fundamental y se concentran particularmente en zonas celulares con gran actividad metabólica. Tienden además a unirse al núcleo, al retículo endoplasmático o a la membrana celular. Para la investigación con el microscopio óptico es específica la tinción vital con verde Jano. Debido al contenido enzimático de los mitocondrios, el tratamiento con sales de tetrazolio proporciona una representación muy clara debido a la formación de formazán azul rojo. Tras la sedimentación en la ultracentrífuga se pudo considerar a los mitocondrios como sede de la oxidación biológica y reconocer que tienen una importancia capital para el metabolismo oxidativo en conjunto y en especial para la respiración celular. Las investigaciones con el microscopio electrónico pusieron en evidencia el principio estructural membranoso y uniforme de todos los mitocondrios. Lo mismo que el núcleo celular, también los mitocondrios están rodeados por dos membranas elementales, separadas entre sí por un espacio de unos 70 Å (figura 111). La membrana exterior, lisa, constituye el límite con el citoplasma. La membrana interior experimenta un gran aumento de su superficie debido a numerosas invaginaciones hacia el interior del mitocondrio. En los protozoos este aumento de superficie provoca la formación de unas prolongaciones tubulares y enrolladas que atraviesan todo el plasma mitocondrial, la matriz (fig. 111 a-c). Esta forma se denomina **tipo tubular**. En los euglenoidinos y en algunos otros flagelados la membrana interna de los mitocondrios forma septos que penetran en la matriz y que, según si son planos o sacciformes, reciben el nombre de **crestas** o **sáculos**. La figura 111 d muestra un tipo de crestas.

Los mitocondrios contienen también DNA, pero este DNA se diferencia del DNA del núcleo por su composición de bases más homogénea y por la carencia de histonas. En este sentido, el DNA de los mitocondrios se parece al DNA de las bacterias. La mayor ho-

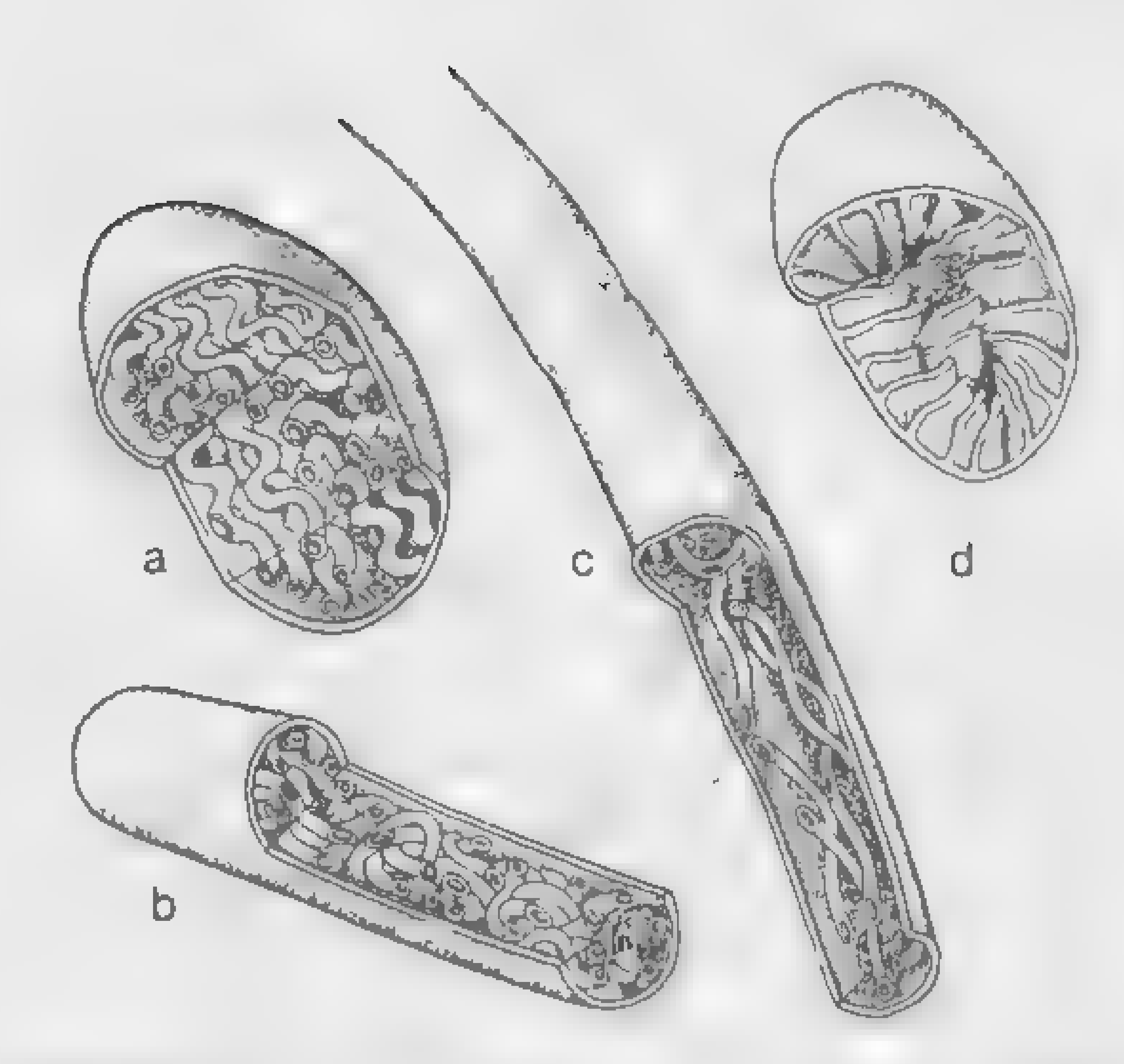


FIG. 111. **Mitocondrios** de 4 especies de protozoos (esquemático): **a** de *Pelomyxa carolinensis* (ameba), **b** *Paramecium caudatum* (ciliado), **c** *Trypanosoma lewisi* (flagelado), **d** *Euglena spirogyra* (flagelado), a-c: tipos de túbulos, **d**: tipo de crestas.

mogeneidad del DNA mitocondrial frente al DNA nuclear se basa en una menor participación de la guanina y la citosina; en *Tetrahymena pyriformis*, por ejemplo, es sólo un 25 %. En este mismo ciliado se pudo comprobar que la multiplicación del DNA mitocondrial no es sincrónica con el DNA del núcleo. La multiplicación de los mitocondrios, según se pudo comprobar con las investigaciones realizadas con el microscopio óptico, tiene lugar por división, pero sin embargo las consideraciones cuantitativas conducen a la suposición de que el DNA mitocondrial propio no puede ser suficiente como información genética para la nueva formación de mitocondrios hijos. O sea que para la división, también en los mitocondrios debe suponerse una dependencia del núcleo.

Ya hemos dicho que los mitocondrios son el centro de la respiración celular y de los procesos oxidativos. El número y la estructura de los mitocondrios dan indicaciones de cómo transcurren las reacciones de la transformación de la energía en los protozoos. *Tetrahymena* posee 600-800 mitocondrios. Este número se duplica hasta llegar a la división siguiente. El trofozoito eritrocítico de los plasmodios de los mamíferos posee sólo un corpúsculo de doble membrana que puede ser considerado como equivalente de los mitocondrios. También la clase y la cantidad del substrato que está disponible como combustible para los protozoos, así como la presión parcial del oxígeno y el dióxido de carbono, determinan las reacciones del metabolismo energético. Así, es comprensible que en los proto-

zoos que viven siempre de forma anaeróbica, por ejemplo la ameba intestinal *Entamoeba histolytica*, la ameba *Pelomyxa palustris*, que vive en agua pútrida, y los flagelados de los termes y los ciliados de la panza de los rumiantes falten los mitocondrios o al menos no pueda probarse la existencia de sus estructuras típicas. También en los protozoos que pueden alternar la forma de vida aeróbica con la anaeróbica, al pasar a la forma de vida anaeróbica se pierde el ciclo de Krebs y con ello desaparecen los túbulos de los mitocondrios.
El **cinetoplasto** debe considerarse como una forma especial de mitocondrio; se encuentra en los tripanosomátidos y en los bodónidos, que también pertenecen a los protomonadinos (fig. 17 e, f, g). El cinetoplasto de los tripanosomátidos es de tamaño y forma variable, pero por término medio mide 1 µm y está situado siempre en la zona del corpúsculo basal en la base del flagelo. En la preparación de Giemsa el cinetoplasto se tiñe como el núcleo celular (figs. 17 b, c, d, 18 c, d). En la reacción de Feulgen el cinetoplasto se manifiesta como feulgenpositivo, o sea que contiene abundancia de DNA. Mediante investigaciones con el microscopio electrónico se ha comprobado que el cinetoplasto, que contiene DNA, no es más que un elemento especial de un mitocondrio de tipo tubular (fig. 112). Sólo

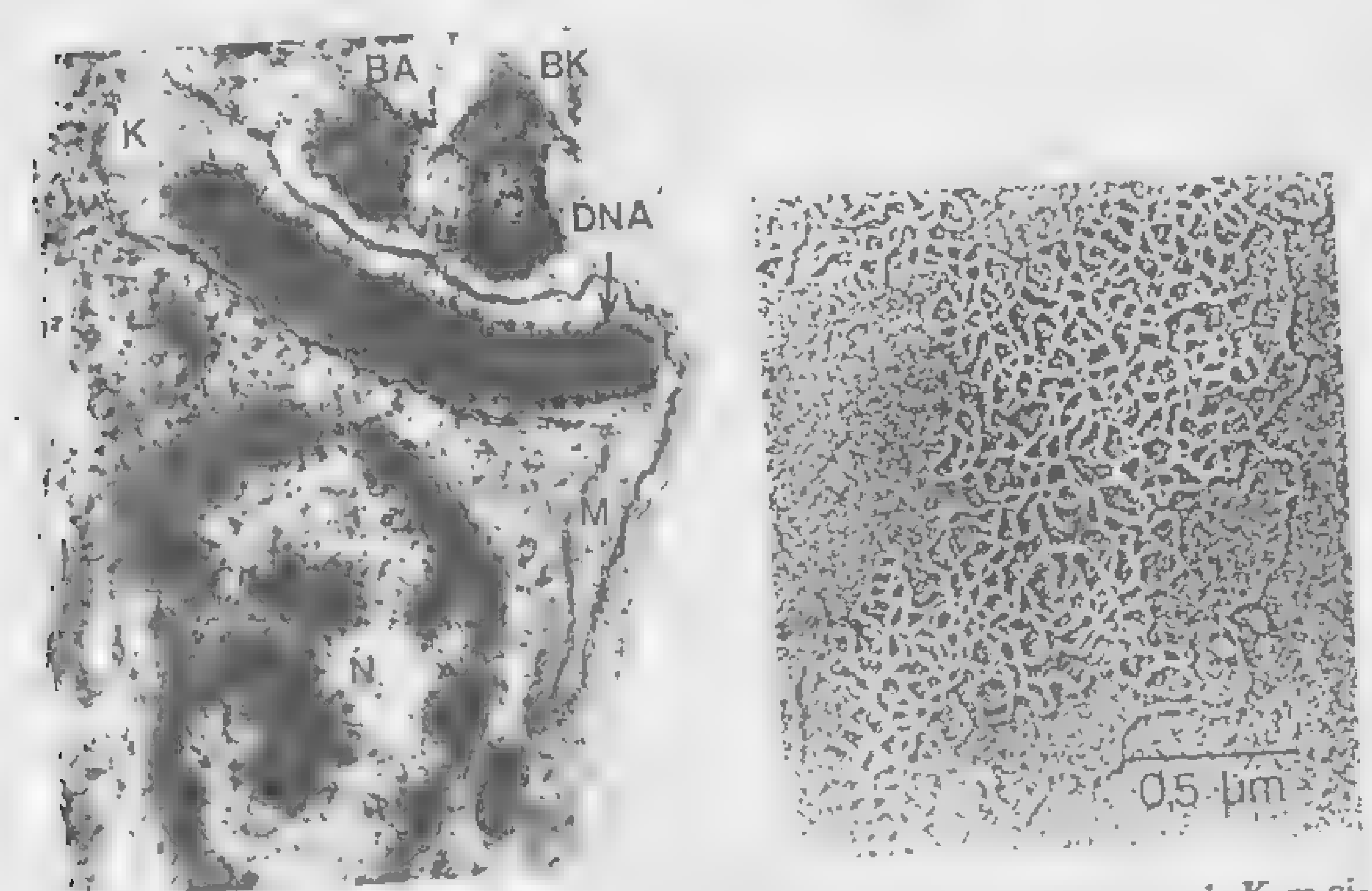


FIG. 112. **Cinetoplasto de la forma cultivada de *Trypanosoma cruzi*.** K = cinetoplasto, DNA = DNA del cinetoplasto, M = mitocondrio, N = núcleo celular limitado por la pared nuclear, BK = corpúsculo basal del flagelo, BA = = Esbozo de un nuevo cuerpo parabasal. Aumento 28 300 ×.

FIG. 113. Microfotografía electrónica de moléculas de **DNA del cinetoplasto,** de *Trypanosoma cruzi*, en ordenación lineal y circular. Aumento 26 600 ×.

el fragmento del mitocondrio situado en la parte superior de la micrografía electrónica aparece como cinetoplasto y contiene el DNA fácilmente reconocible. Lo mismo que en los mitocondrios normales, el DNA del cinetoplasto no contiene ninguna histona, en contraposición al DNA del núcleo. Para diferenciarlo de éste se le denomina DNA satélite; no forma ninguna estructura cromosómica y, en estado purificado, consiste en pequeñas moléculas circulares que tienen todas un tamaño uniforme de exactamente 0,45 µm (figura 113). Con ello, el DNA del cinetoplasto semeja al DNA mitocondrial normal. Por la acción de diversas sustancias sobre tripanosomátidos vivos el cinetoplasto se hace feulgennegativo, y el DNA fibrilar ya no puede reconocerse. Tales individuos que poseen un cinetoplasto atípico reciben el nombre de discinetoplásticos. En los tripanosomas del grupo africano de *Trypanosoma brucei*, al que pertenece también *T. gambiense*, causante de la enfermedad del sueño, la falta del cinetoplasto normal no influye en el desarrollo en la sangre del huésped vertebrado, pero tales tripanosomas discinetoplásticos no pueden vivir en el insecto transmisor, lo cual se relaciona principalmente con la acción del DNA sobre la síntesis de los fermentos respiratorios.
La multiplicación de los cinetoplastos se realiza por bipartición autónoma, siendo la división del cinetoplasto anterior a la división del núcleo. En el ciclo del desarrollo de los tripanosomátidos hay por lo general un estadio añadido en el que el cinetoplasto se encuentra en situación inmediata al núcleo. También se han comprobado las relaciones estructurales entre estos dos orgánulos. La significación funcional de esta relación, así como la cuestión de si con ello se producen interreacciones, no ha sido aclarada todavía.

Los plastos

Los plastos (cromatóforos), vistos al microscopio óptico, se diferencian según su coloración en cloroplastos verdes, cromoplastos de otro color y leucoplastos incoloros. La imagen que de los plastos nos da el microscopio electrónico concuerda fundamentalmente con los mitocondrios. Una matriz, el estroma, está separada del citoplasma por una doble membrana. La más interna forma prolongaciones laminares, las laminillas del estroma (fig. 114), que avanzan hacia el interior del estroma y con ello aumentan la superficie activa; cada laminilla está constituida por sáculos membranosos comprimidos y densamente empaquetados, los tilacoides. En lugar de constituir láminas continuas, en algunos lugares determinados los tilacoides pueden estar estructurados en granos (grana) visibles ya al microscopio óptico y apilados como un cartucho de moneda. Esta estructuración, sin embargo, se presenta raramente en los protozoos. En cambio, en los plastos de los flagelados se encuentran muy a

menudo zonas de estructura granular o fibrilar, los pirenoides, en las que se encuentran principalmente granos de almidón o paramilo (figs. 114 b, 13 f).

Acerca de la estructura y la función molecular de los tilacoides, compuestos de proteínas estructurales, lípidos y clorofila, y portadores de enzimas, tenemos todavía unas ideas muy hipotéticas. Parece, sin embargo, que los procesos primarios transcurren en las membranas, y los procesos secundarios en sus planos limitantes y en el estroma. En la transformación de los plastos activos en los proplastos que se forman en la oscuridad (fig. 22 f, g) disminuye el contenido de clorofila y las laminillas del estroma que se han originado en los tilacoides se forman de nuevo. Bajo la acción de la luz se originan nuevamente las laminillas y se inicia otra vez la fotosíntesis. De ello puede deducirse que las laminillas representan la base estructural para la fotosíntesis. Mediante temperaturas de cultivo de 32-35° C, mediante radiación con luz ultravioleta o mediante tratamiento con estreptomicina y otros antibióticos se pueden obtener cepas de *Euglena gracilis* que no sólo son temporalmente incoloras, sino que carecen de cloroplastos de forma permanente. Tales cepas pueden cultivarse ilimitadamente en medios adecuados que contengan sustancias nutritivas.

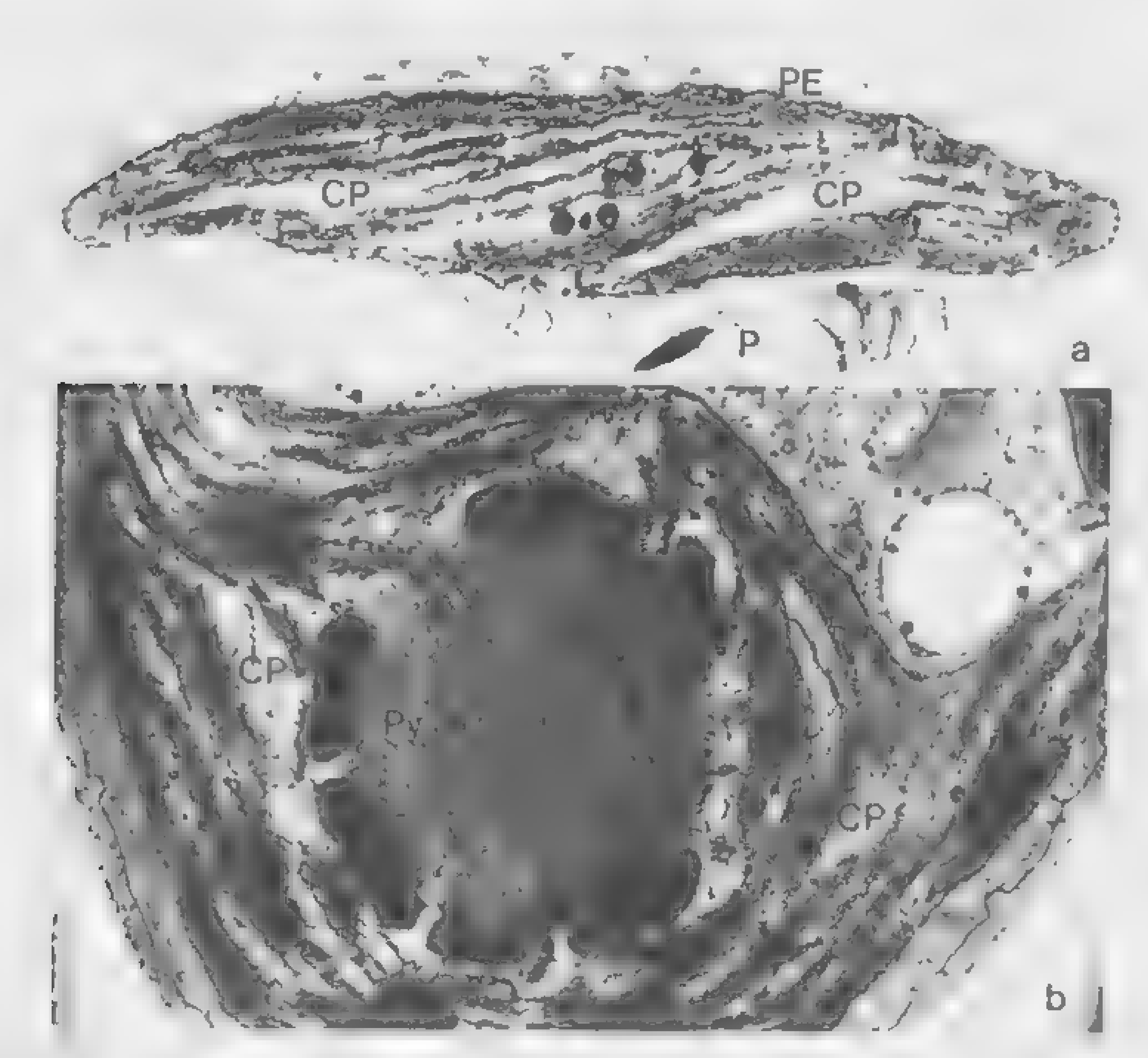


FIG. 114. Cloroplastos. a de *Colacium cyclopicolum* (euglenoideo), b *Chlamydomonas reinhardi* (fitomonadino). CP = Cloroplasto con las laminillas del estroma, formadas a partir de los tilacoides, Py = pirenoide, con deposiciones oscuras = hidratos de carbono, P = grano de paramilo en el exterior del cloroplasto, PE = película de *C. cyclopicolum*. Aumento de a = 16 000, de b = = 13 000.

Los plastos y proplastos pueden dividirse. Son orgánulos celulares autónomos y autorreproductores. En la división celular se distribuyen entre las células hijas. Como los mitocondrios y cinetoplastos, contienen también DNA. En *Euglena* se comprobó que el DNA de los cloroplastos se diferencia del DNA del núcleo celular por la constitución de sus bases. Por ello, los dos tipos de DNA pueden separarse uno de otro en gradientes de densidad. Aproximadamente el 4 % del total del DNA contenido en la célula corresponde al DNA de los cloroplastos. Sobre la función de este DNA, hasta ahora sólo existen suposiciones, pero no obstante, se ha reconocido su importancia para la herencia extracariótica en el flagelado *Chlamydomonas rheinhardi* (véase pág. 188). Con referencia a la bioquímica de los cloroplastos recomendamos el extenso estudio de la Fisiología vegetal de HESS (1972).

La película

La película constituye el límite externo del cuerpo del protozoo. En este límite celular se realizan procesos vitales esenciales. La película interviene en el intercambio de iones, así como, en general, en el intercambio selectivo de sustancias entre la célula y su espacio vital; además, también toma parte en el reconocimiento y en la selección del alimento y de la forma de tomarlo —mediante transporte molecular, pinocitosis y fagocitosis—, así como en la excreción de restos de alimento. Desempeña un papel en los procesos sexuales, particularmente en la elección de la pareja, en la división celular, en los movimientos y, en especial, tiene función protectora en las lesiones mecánicas y en la acción de los anticuerpos. La película puede estar constituida de maneras muy diferentes según sus estructuras subpeliculares. Ya con el microscopio óptico pueden apreciarse claras diferencias entre las diversas especies de protozoos. Mientras que los simples cuerpos de los protozoos, como por ejemplo los de la mayoría de las amebas, es evidente que sólo están rodeados por una película plasmática delgada, otros presentan estructuras claramente reconocibles. En el flagelado *Euglena ehrenbergi* (fig. 115 a) la superficie celular aparece rayada en espiral. La película del ciliado *Vorticella monilata* (fig. 115 b) posee engrosamientos verruciformes. La superficie de *Paramecium caudatum* (figura 115 c) presenta una distribución en áreas rectangulares limitadas por costillas sobresalientes. En el centro de dichas áreas sale siempre el cilio. En cambio, en el protociliado *Opalina ranarum*, según

observación con el microscopio óptico, los cilios surgen de los engrosamientos a modo de costillas de la película (fig. 115 d). Estas complicadas envolturas de los ciliados se denominan también córtex. Un análisis más detallado de la estructura de la película sólo es posible con el microscopio electrónico (fig. 115 e-k). La ameba intestinal *Entamoeba histolytica* (fig. 115 e) muestra la película como un sistema cerrado de membranas, el **plasmalema.** Dos capas de unos 25 Å de grosor, que en el microscopio electrónico dan una imagen

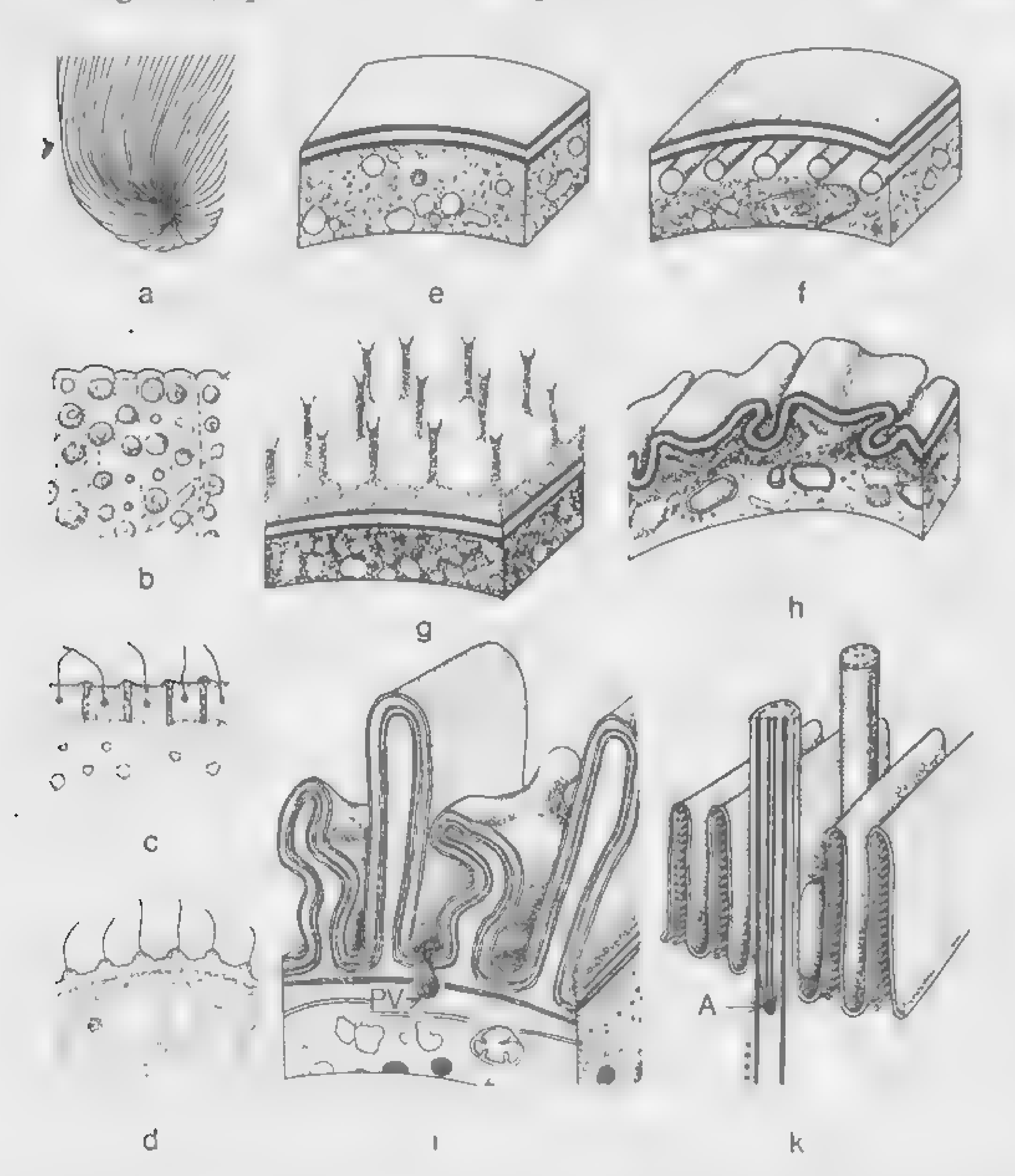


FIG. 115. **Estructuras peliculares.** a-d: vistas con el microscopio óptico, e-k: vistas con el microscopio electrónico. **a** *Euglena ehrenbergi* (flagelado), **b** *Vorticella monilata* (ciliado peritrico), **c** *Paramecium caudatum* (ciliado holotrico), sección transversal, **d** *Loxodes rostrum* (ciliado holotrico), sección transversal, **e** *Entamoeba histolytica* (ameba intestinal), **f Trypanosoma, Leishmania** (flagelados), **g** *Hyalodiscus simplex* (ameba), **h** *Euglena spirogyra* (flagelado), **i** *Lecudina pellucida* (gregarina) con vacuola para la pinocitosis PV, **k** *Opalina ranarum* (protociliado), A = gránulo axial del cilio.

contrastada, están separadas por un lumen de igual grosor. Esta constitución de la membrana es tan generalizada que el plasmalema recibe también el nombre de membrana elemental o membrana unitaria (unit membrane). En su constitución intervienen lípidos y proteínas, pero también hidratos de carbono. No se tienen todavía datos unificados sobre la estructura molecular de las membranas lipoproteínicas. Consisten o bien en complejos lipoproteínicos o en dos capas de proteínas separadas por una capa lipoide. En los tripanosomas y leishmanias (fig. 115 f), debajo del plasmalema hay una capa fibrilar. Estas **fibrillas** son, según se ven en el microscopio electrónico, formaciones plasmáticas tubulares y reforzadas, microtúbulos con un diámetro de unos 240 Å. Sirven, en general, para la estabilización del cuerpo celular y tienen además una capacidad variable de contracción.
En la ameba *Hyalodiscus simplex* la membrana elemental tiene además una capa con estructura especial, que se denomina glucocáliz (figura 115 g). En el flagelado *Euglena spyrogyra* (115 h) y en la gregarina *Lecudina pellucida* (115 i) la película presenta diversos plegamientos. En el citoplasma subyacente pueden reconocerse mitocondrios. También el protociliado *Opalina ranarum* (115 k) tiene una película plegada, y puede apreciarse que los cilios surgen de la profundidad de los pliegues (fig. 115 d). Éstos están atravesados por numerosas fibrillas. Gracias a estos plegamientos queda muy aumentada la superficie de contacto entre los protozoos y el mundo exterior.

La cutícula y otras formaciones aloplasmáticas

Mientras que la película consiste en plasma vivo, capaz de dividirse, con lo cual es de naturaleza endoplasmática, los quistes de los protozoos poseen una limitación celular de sustancia muerta, sin capacidad de división, aloplasmática, que se diferencia de la película con la denominación de **cutícula.** El enquistamiento de los protozoos se realiza por redondeamiento del cuerpo celular, expulsión de restos de alimento y eliminación de agua, mientras se realiza la excreción, en forma de capas, de una sustancia de envoltura dura compuesta por tectina (pseudoquitina) y la formación de proteínas e hidratos de carbono, como en los glucoproteidos de las verdaderas sustancias mucilaginosas, las mucinas. También ocasionalmente pueden depositarse sustancias inorgánicas, por ejemplo escamas silíceas en la pared del quiste del testáceo *Euglypha alveolata* (figura 116 h). La formación de los quistes puede suprimirse por falta de alimento, alteraciones químicas del ambiente, desecación o enfriamiento. En los parásitos intestinales, igual que en los esporozoos, los quistes sirven a la transmisión de la infección. En los esporozoos, la formación de los quistes en forma de oocistos y de

esporas enquistadas forma parte del ciclo de desarrollo normal (p. ej., figura 57).

La mayoría de los quistes poseen una membrana que en el microscopio óptico aparece como una pared más delgada o más gruesa, que por lo general es siempre igual (véase figs. 1 b, d, f; 23 l-n; 116 b-g, i, k). Algunos quistes, vistos al microscopio óptico muestran claramente varias capas, como por ejemplo en el ciliado *Colpoda cucullus* (fig. 116 a), con un ectocisto y un endocisto. Mientras que la mayoría de los quistes poseen una membrana cerrada que en condiciones favorables se desintegra, por ejemplo en el caso de

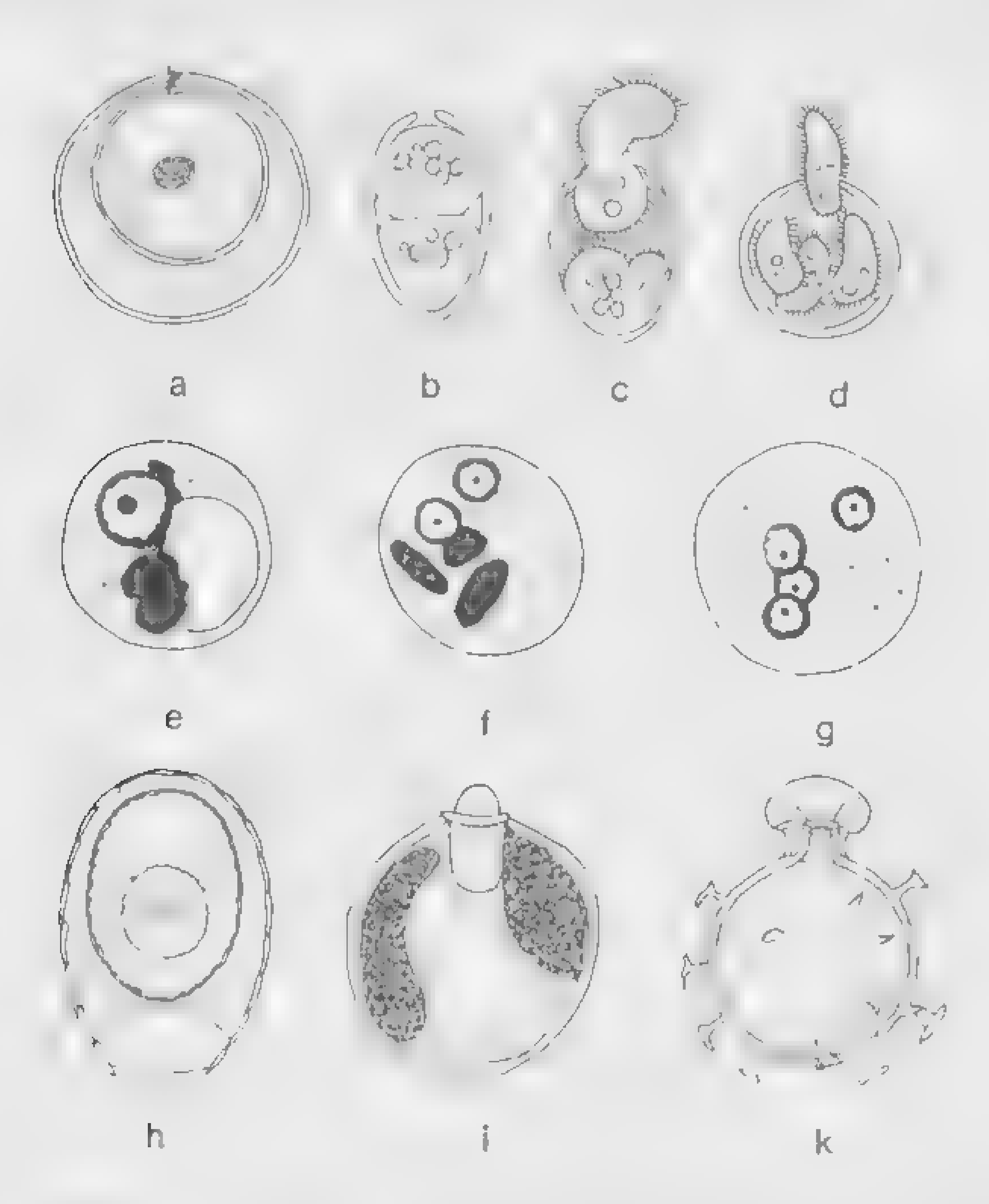


Fig. 116. **Quistes.** a Quiste protector pluriestratificado del ciliado *Colpoda cucullus*, b-d quistes reproductores de *Colpoda cucullus*, b con bipartición del ciliado en el quiste, c salida tras la bipartición, d salida tras la cuatripartición, e-g quistes de *Entamoeba histolytica* teñidos con hematoxilina, e quiste joven, mononucleado, con vacuola de glucógeno y cuerpos cromidiales (sustancias de reserva), f quiste binucleado con 3 cuerpos cromidiales, g quiste cuatrinucleado, maduro, h quiste de *Euglypha alveolata*, en la testa cerrada el ectocisto cubierto con plaquitas silíceas, en el centro el endocisto, más pequeño, i quiste del flagelado *Chromulina freiburgensis*, envoltura del quiste con embudo y tapón de cierre en el orificio, en el interior 2 cromatóforos, gotitas de grasa y, abajo, leucosina como sustancia de reserva, k quiste con púas del flagelado *Ochromonas fragilis*, con embudo y tapón de cierre en el orificio.

los parásitos intestinales en el intestino de un nuevo huésped, otros quistes presentan una abertura para la salida del estadio vegetativo. Este orificio puede estar obturado por un tapón durante el estadio de reposo (fig. 116 i, k). La investigación con el microscopio electrónico muestra diferencias en la constitución de la pared de los quistes. En el quiste de *Jodameba bütschlii* (fig. 29 b) está depositada sobre el plasmalema una capa densa de 0,05 µm de grosor, con una capa externa de 0,2 µm de grosor, menos compacta. El quiste de *Naegleria gruberi* (fig. 17 l) pertenece al tipo que tiene abertura para la salida del estadio vegetativo. En él la pared consiste en una envoltura externa de aproximadamente 0,025 µm de grosor, y de una envoltura interna de 0,2 a 0,45 µm de grosor, separadas entre sí por una capa esponjosa. El tapón que obtura el orificio (que mide hasta 0,6 µm) posee una placa membranosa.

En el quiste de algunos protozoos tienen lugar divisiones. Así, el ciliado *Colpoda cucullus* forma quistes reproductores (de división) especiales (fig. 116 b-d). También en el género flagelado *Chlamydomonas* existen tales quistes reproductores (fig. 23 l-n). Y los quistes de muchas amebas intestinales son asimismo quistes reproductores. En la ameba que provoca la disentería amebiana en el hombre, *Entamoeba histolytica*, se produce regularmente una división en cuatro (figs. 1 f, 116 e-g), y en la ameba inofensiva *Entamoeba coli* (fig. 28 e) incluso una división en ocho.

A las formaciones aloplasmáticas pertenecen también muchas envolturas de estadios vegetativos que ya se mencionaron en la parte sistemática. A ellas pertenecen las envolturas celulósicas de la mayoría de los flagelados (p. ej., *Ceratium*, fig. 6 a) y de algunos flagelados coloniales (p. ej., fig. 2 h, l), las deposiciones en la envoltura de los cocolitofóridos (fig. 3 g, h), las lorigas de los tintínidos (figura 89), las deposiciones en las conchas de los testáceos (figuras 36-38), las conchas calcáreas de los foraminíferos (figs. 39-42), y los esqueletos silíceos de los silicoflagelados (figs. 2 o, p) y radiolarios (fig. 34).

Los sistemas fibrilares de los protozoos

Las fibrillas que ya hemos mencionado en relación con la película (figura 115 f, k) tienen una amplia significación en la estructura celular de los protozoos. Las fibrillas intracelulares pueden reconocerse ya con el microscopio óptico en algunos flagelados, ya sea en forma de bandas espiraladas o bordeando la zona del citostoma, como en *Chilomastix* (fig. 1 a), o bordeando la ventosa cóncava de *Lamblia intestinalis* (fig. 18 h), con lo cual se consigue una firmeza suficiente para la succión en las papilas del intestino delgado (figura 117 a). Los tricomonadinos (fig. 19) poseen una fibrilla basal que refuerza el efecto de la membrana ondulante. En los ciliados exis-

ten complicados sistemas fibrilares. Además, pueden estar superpuestos varios sistemas fibrilares, principalmente cuando los protozoos —como en el caso de los infusorios de la panza de los rumiantes, que fagocitan grandes partículas de celulosa— tienen que enfrentarse con fuertes cargas mecánicas. La figura 117 b muestra un corte en la periferia de un infusorio de este tipo. A los sistemas fibrilares de los ciliados pertenecen también los fuertes triquitos de los aparatos de sostén en forma de enrejado de los gimnostomados.

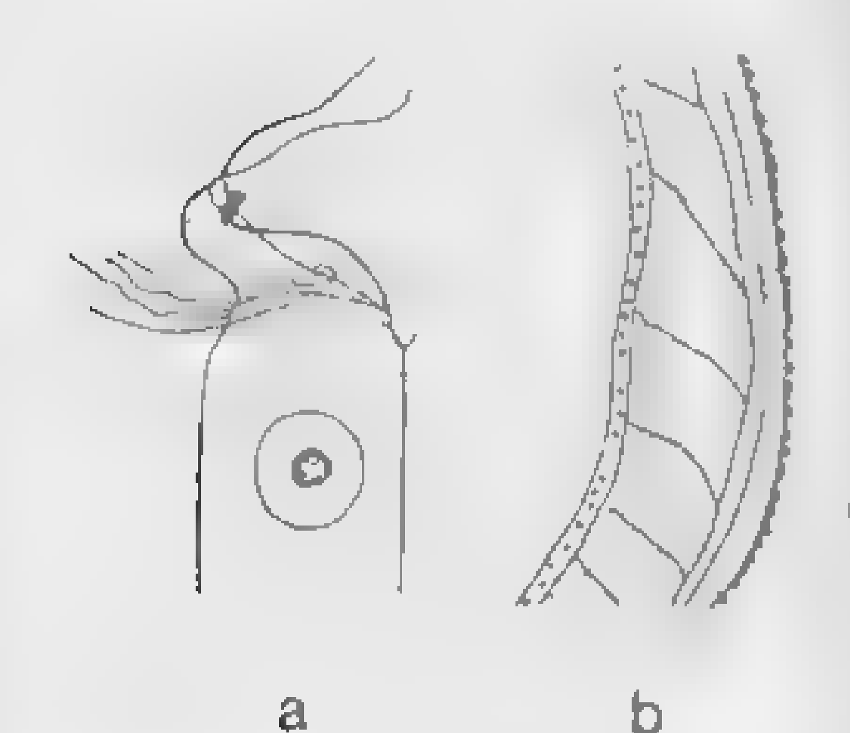


FIG. 117. Sistemas fibrilares. a *Lamblia intestinales*, con la ventosa reforzada por medio de fibrillas sobre una papila del intestino delgado. b *Eudiplodinium medium* (fig. 134 b), sección transversal de la pared, con sistemas fibrilares en diversas direcciones. Las hileras de puntos representan fibrillas seccionadas transversalmente.

Mediante la reunión de las fibrillas en haces, su función mecánica de sostén puede ser muy reforzada. La figura 118 a muestra, en micrografía electrónica, la sección transversal del axópodo de un heliozoo, con un haz de numerosas fibrillas que constituye un eje del pseudópodo **(axonema)**. En los **axostilos** de los polimastiginos, de los tricomonadinos y de los flagelados de los termes (figs. 19, 20), se dan, en el microscopio electrónico, imágenes correspondientes de secciones transversales de haces de fibrillas. Un ejemplo de las organizaciones pluridimensionales de las fibrillas en los ciliados, vistas al microscopio electrónico, nos lo da la figura 118 b en el ejemplo de *Tetrahymena pyriformis*.

Mientras que las fibrillas de los axostilos, de los axonemas y de los aparatos de sostén en enrejado tienen una significación exclusivamente estática, otras fibrillas se caracterizan por una gran contractibilidad, cuyo efecto, de todos modos, puede ser muy reforzado con la formación de haces de fibrillas. Tales fibrillas reciben el nombre de **mionemas**. Se presentan, por ejemplo, en los lugares de salida de las agujas esqueléticas en los acantarios (fig. 35 b), pero son especialmente notorias, y están muy extendidas en diferentes ciliados. De entre los ciliados heterotricos, los géneros *Spirostomum* y *Stentor* (fig. 82) poseen una gran contractibilidad. Las fibrillas que están situadas en la periferia son en ellos visibles al microscopio óptico en forma de bandas. Los foliculínidos, los tintínidos y los peritricos lorigados pueden retrotraerse al interior de su loriga mediante los mionemas (figs. 82, 83, 89). Pero también los vorticélidos,

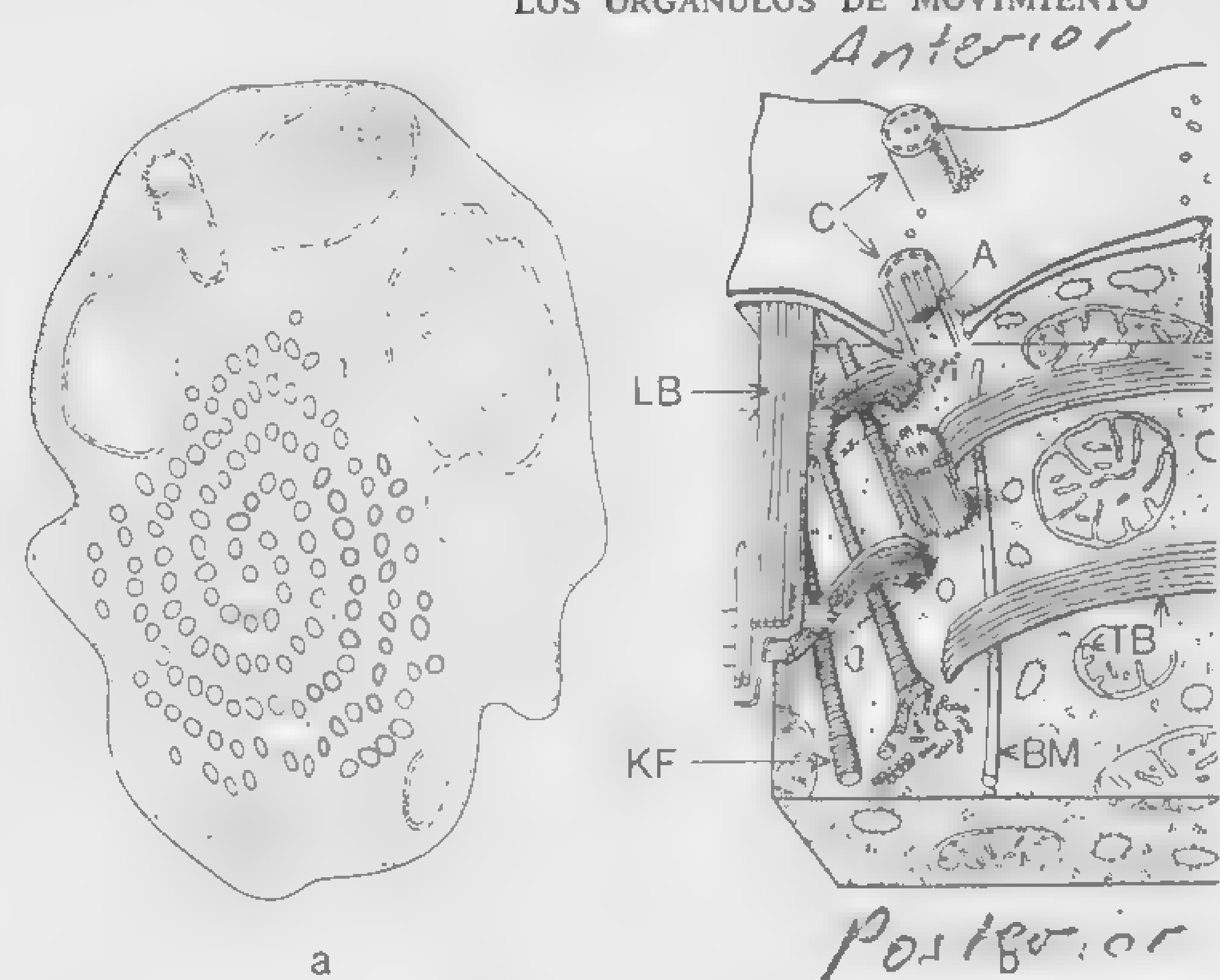


FIG. 118. Sistemas fibrilares. a Sección a través de un axópodo del heliozoo *Echinosphaerium nucleofilum;* en la periferia, plasma del pseudópodo, en el centro el eje (axonema) constituido por numerosas fibrillas de tipo microtúbulo. b *Tetrahymena pyriformis*, sistema fibrilar en el plasmalema: LB = bandas microtubulares longitudinales, TB = bandas microtubulares transversales, KF = = fibrilla cinetodesmal, BM = microtúbulos basales, C = cilio con los sistemas de fibrillas representados en la figura 119, A = gránulo axial del cilio.

peritricos sin loriga, son muy contráctiles; sus pedúnculos se contraen de golpe, en espiral o en zigzag, y luego se estiran de nuevo lentamente. Esta reacción se efectúa mediante los músculos del pedúnculo. Los mionemas pueden reconocerse con el microscopio óptico en el plasma de los pedúnculos, pero pueden apreciarse con más detalle con un microscopio de contraste de fases (fig. 88 a, e, f).

Los orgánulos de movimiento

De entre los orgánulos de movimiento, que también son útiles para la clasificación sistemática, los flagelos y los cilios pertenecen asimismo a los sistemas fibrilares. Tanto los flagelos como los cilios, vistos al microscopio óptico aparecen como orgánulos finos, filiformes y oscilantes. Los flagelos de los flagelados son por lo general tanto o más largos que el cuerpo celular. Excepcionalmente, en los polimastiginos, altamente desarrollados, se presentan en escaso número. Sin embargo, los flagelos no se encuentran únicamente en los flagelados, sino también en los gametos de los foraminíferos y pro-

tozoos y en las zoósporas de los radiolarios. Los cilios son más cortos que el cuerpo celular y por lo general se encuentran en gran número. Pero esto último no es válido para todos los ciliados. No existe una clara diferenciación para establecer en qué longitud relativa se encuentra el límite entre flagelo y cilio. Tampoco la imagen en el microscopio electrónico de la estructura de los cilios y flagelos aporta una diferencia fundamental. Ambos tienen la misma estructura que se aprecia en la figura 119 y que es la misma para todos los flagelos y cilios de los demás eucariontes.

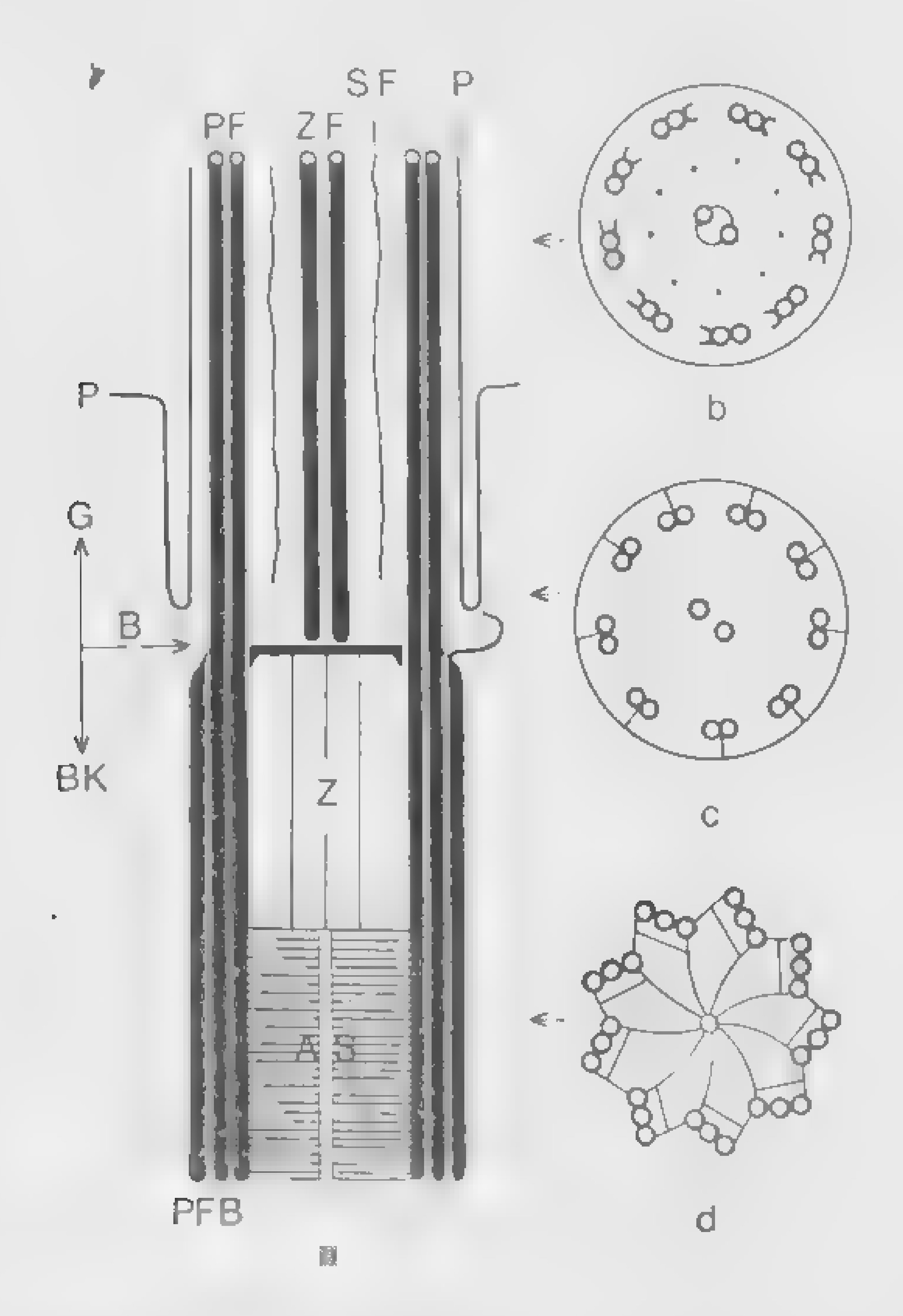


FIG. 119. **Esquema del plan estructural de un flagelo.** a Corte longitudinal. b-d Cortes transversales. a G = flagelo por encima de la placa basal, B = placa basal, BK = corpúsculo basal, ZF = fibrillas centrales, PF = fibrillas periféricas, SF = fibrillas secundarias, P = película (membrana celular), Z = cilindro, PFB = fibrillas periféricas triples del corpúsculo basal, AS = radios Afzelius del corpúsculo basal, **b** Corte transversal del flagelo libre, con 2 fibrillas centrales, 9 fibrillas secundarias y 9 pares de fibrillas periféricas cada una de las cuales posee dos brazos. Exteriormente está la membrana celular. **c** Corte transversal del flagelo hundido, justamente por encima de la placa basal. **d** Corte transversal del corpúsculo basal en la zona de los radios Afzelius.

La parte libre del flagelo, el eje (G), queda encerrada dentro de la película (P) junto con su plasma fundamental. En este plasma fundamental está embebido el sistema fibrilar, dos fibrillas longitudinales centrales (ZF) y nueve pares de fibrillas dobles periféricas (PF), en las cuales siempre una fibrilla está provista de dos apéndices laterales, los brazos, como puede verse en la sección b de la figura 119. Estas 20 fibrillas longitudinales del flagelo, de tipo microtubular, tienen un diámetro de unos 150 Å. Entre las 2 fibrillas centrales y los 9 pares de fibrillas periféricas hay además 9 fibrillas sencillas secundarias, mucho más delgadas (SF). Las dos fibrillas centrales terminan basalmente en la placa basal (B), que en los ciliados también puede estar constituida como gránulo axial (axosoma) (A en las figs. 115 k y 118 b). Por debajo de la placa basal el eje del flagelo llega hasta el corpúsculo basal (BK), en el que no hay fibrillas centrales. En los ciliados el corpúsculo basal se denomina con frecuencia cinetosoma. Los 9 pares de fibrillas periféricas casi siempre están reforzadas mediante una fibrilla adicional. Estas fibrillas están dispuestas en diagonal y no hay brazos fibrilares. En el centro del corpúsculo basal y debajo de la placa basal se encuentra el cilindro (Z), y en el segmento más profundo pueden aparecer estructuras radiales que parten del centro, llamadas radios Afzelius (AS). El eje del flagelo, y en particular el corpúsculo basal, pueden presentar variaciones en su estructura; por ejemplo, en el segmento hundido del flagelo pueden aparecer por encima de la placa basal gránulos fibrilares periféricos. Hacia el citoplasma, el corpúsculo basal está abierto. En los estadios transitoriamente amastigotas de los flagelados, éste se conserva. De él parte la nueva formación del flagelo. Hasta ahora no se han observado divisiones del corpúsculo basal. Se supone que el esbozo de nuevos corpúsculos basales es inducido por los antiguos, puesto que siempre se produce en la vecindad de un corpúsculo basal ya existente (fig. 118 BA, junto BK).

Los flagelos de los flagelados, ya en el microscopio óptico, tras tinciones especiales o en una preparación fresca pueden mostrar en el campo oscuro diversas estructuras superficiales. Mientras que los flagelos filiformes son uniformemente lisos hasta el extremo del eje (figura 120 a, b, flagelo derecho), algunas especies de flagelados poseen flagelos con prolongaciones piliformes, los mastigonemas. Tales flagelos se denominan cirros (fig. 120 a, b, flagelo izquierdo). La ordenación de los cirros es típica de cada grupo sistemático. En los

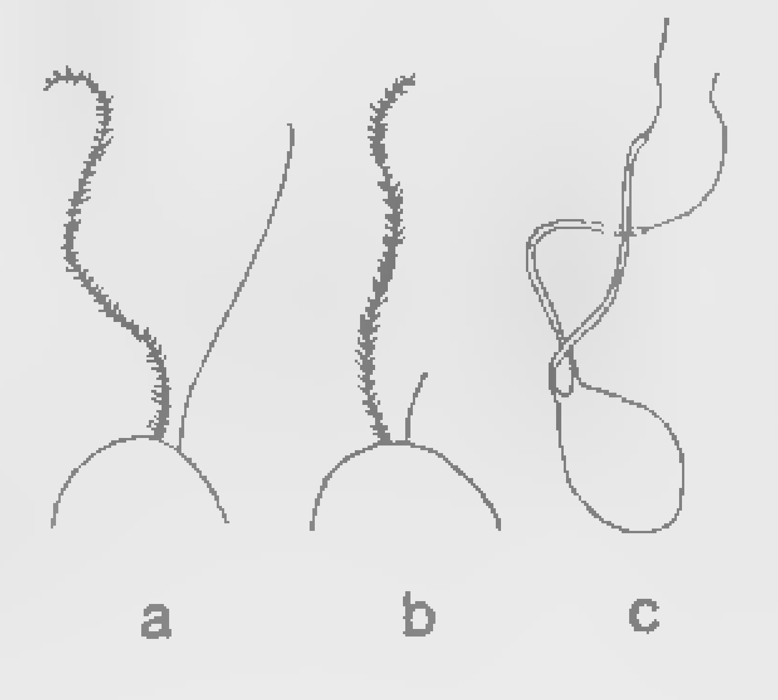


FIG. 120. **Diferentes formas de flagelo.** a *Synura* (fig. 2g), con flagelo barbulado y flagelo filiforme, **b** *Monas socialis* (crisomonadinos), con un flagelo barbulado como flagelo principal y un flagelo filiforme más corto como flagelo secundario, **c** *Polytoma uvella* (fig. 12 c) con flagelos de tipo látigo.

euglenoidinos el flagelo está recorrido por una banda de cilios en espiral, de una sola hilera (fig. 121), mientras que en los crisomonadinos hay una banda en cada lado. Si los crisomonadinos poseen otro flagelo, éste es filiforme (fig. 120 a, b). Otra variación en la constitución del flagelo es el flagelo en forma de látigo. En él la periferia del eje del flagelo es más corta que el centro (fig. 120 c).

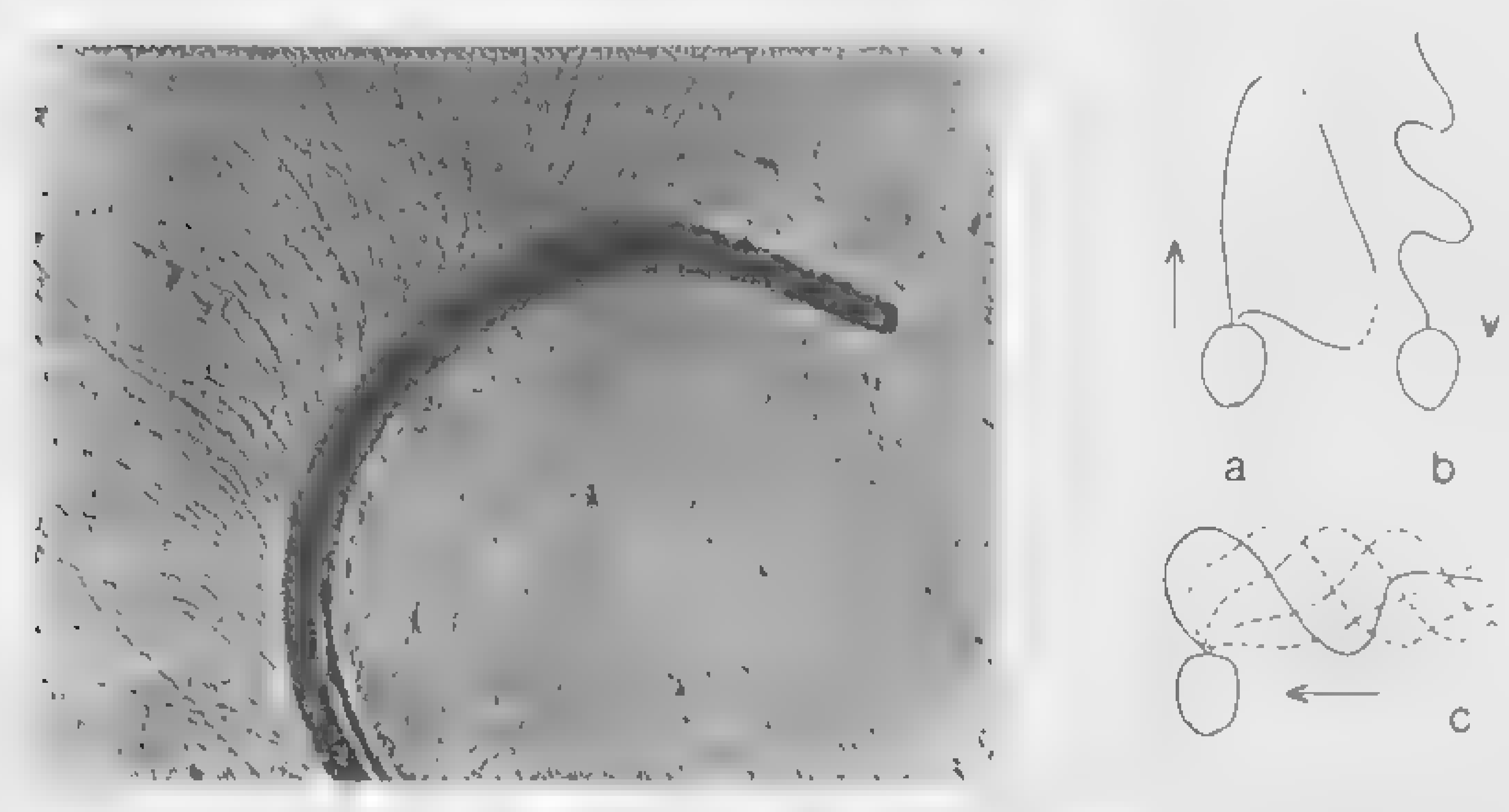


FIG. 121. Micrografía electrónica del flagelo barbulado de *Euglena spirogyra* (fig. 10 b). Aumento 6650 ×.

FIG. 122. Batido de cilio de *Monas sp.* (crisomonadinos) **a** al nadar hacia adelante, **b** al nadar hacia atrás, **c** avance lateral.

En los flagelados con varios flagelos, el tamaño y disposición de los mismos pueden variar mucho. Cuando son de tamaño diferente, el flagelo más largo es el principal y el más corto es el secundario (figuras 120 b, 2 k, l, m, 3 d, 4 b y otras). Los flagelos que están dirigidos hacia atrás se denominan gubernáculos, contrariamente a los tractelos (figs. 9 b, p, r, 11 a, c, d, f, 17 f, g y otras). En los dinoflagelados se habla de un flagelo longitudinal y uno transversal o ecuatorial (fig. 6 d). Mediante la adición de un borde plasmático más ancho, el gubernáculo se convierte en un flagelo cintiforme (figura 20 a, b). Si un flagelo corre a lo largo del cuerpo celular unido a la superficie, ello da origen a la membrana ondulante. En los tripanosomas se forma por un tractelo dirigido hacia adelante, y en los tricomonadinos por un gubernáculo (figs. 17 d, 18 c y 19 b-e).

La dirección del movimiento de un flagelado viene determinada por el cambio de la forma de movimiento de los flagelos. La figura 122 muestra esto en el ejemplo de un tractelo dirigido hacia adelante. El batido rápido del flagelo, que está estirado, y la vuelta a la posición normal del flagelo encogido, da por resultado un avance hacia

adelante (fig. 122 a). Mediante un batido oscilante, ondulante, se obtiene un movimiento hacia atrás (fig. 122 b), y mediante un movimiento pendular lateral se obtiene un movimiento hacia los lados (figura 122 c). En las membranas ondulantes el movimiento ondulante está reforzado.

La energía necesaria para el movimiento de los flagelos y cilios se genera con la colaboración del trifosfato de adenosina (ATP). Posiblemente los lugares de actividad de la adenosintrifosfatasa son los brazos de las nueve fibrillas periféricas externas (fig. 119 b). En el ciliado *Tetrahymena pyriformis* se pudo aislar una adenosintrifosfatasa a la que se denomina dineína. Es evidente que la membrana externa no es necesaria para el movimiento. Los cilios sin membranas pueden ser inducidos al batido mediante adición de ATP. En cambio, la eliminación de las dos fibrillas longitudinales centrales mediante proflavina en el flagelado *Chlamydomonas* va unida a la pérdida de movimiento del flagelo. A pesar de estas experiencias aisladas, todavía no se ha logrado una explicación satisfactoria del movimiento de los flagelos y de los cilios sobre la base molecular.

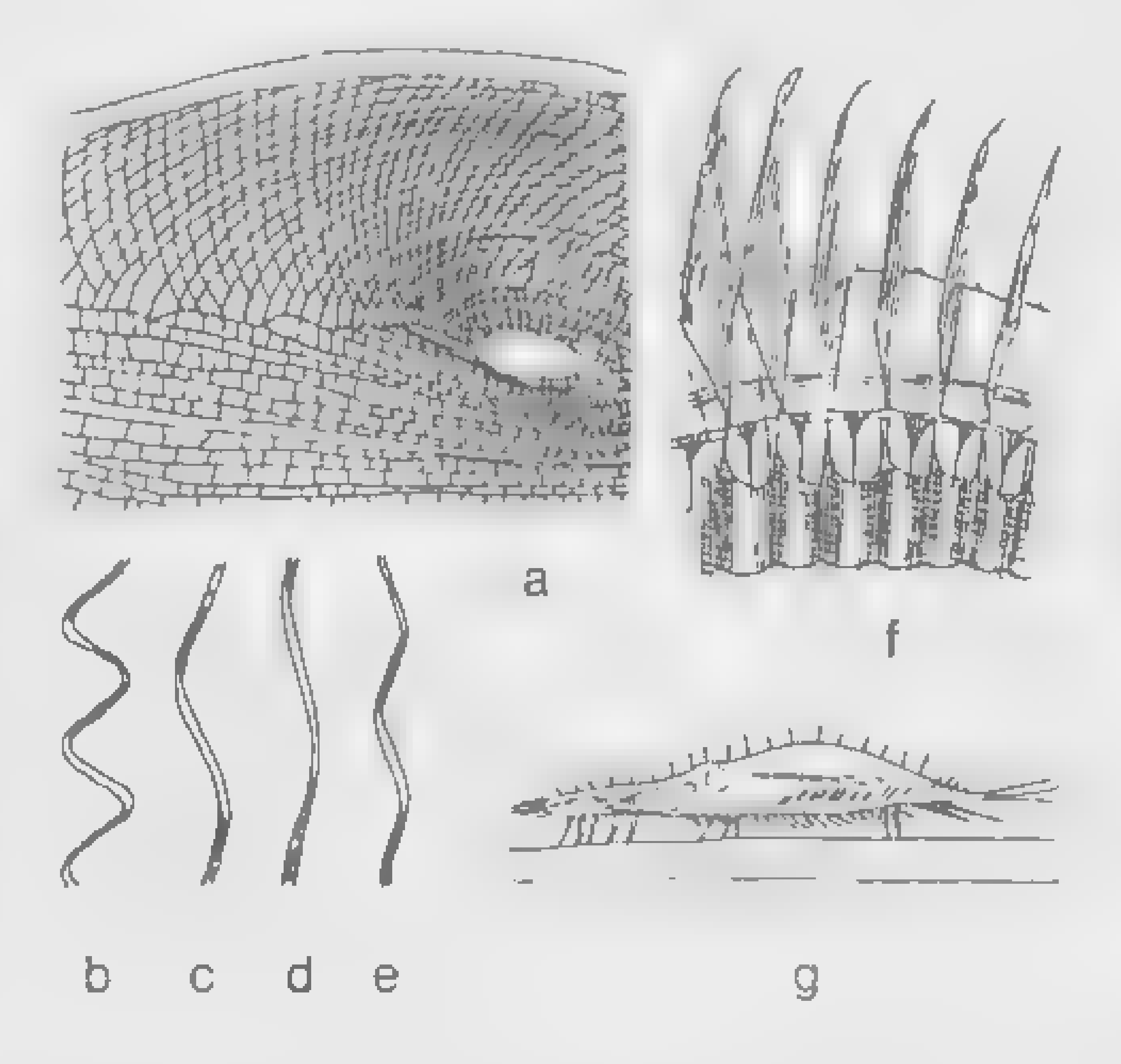


FIG. 123. **a** Muestra superficial de *Paramecium caudatum*, lado ventral con estructura acostillada y los campos de cilios entre las costillas, así como la costura de las hileras de cilios y la entrada al vestíbulo. **b-e** Líneas espirales de los movimientos de natación de los ciliados, **b** *Strombidium sp.*, **c** *Frontonia leucas*, **d** *Paramecium aurelia*, **e** *Euplotes patella*. **f** Membranelas de la zona de membranelas de *Stentor*, **g** *Stylonychia mytilus* (fig. 86 f) andando sobre cirros.

Fundamentalmente, la forma de movimiento de los cilios concuerda con la del movimiento de los flagelos. También en los cilios la fuerza impulsora hacia adelante resulta del batido con el flagelo estirado, y del estiramiento del mismo tras un encogimiento. Si los cilios, como en los ciliados holotricos, forman superficies ciliadas, están dispuestos en hileras paralelas. Dentro de cada hilera la continuidad sólo está truncada por la costura de las hileras de cilios (figura 123 a). Los cilios que están colocados uno detrás de otro formando una hilera baten metacrónicamente, o sea uno después de otro, mientras que cada cilio bate sincrónicamente con los cilios que

se encuentran a su misma altura en las hileras vecinas paralelas. En relación con el estiramiento y el encogimiento de los cilios durante el curso del movimiento, se produce un movimiento ondulante rítmico como el que presenta un campo de trigo agitado por el viento. La ordenación de los cilios en hileras, en la película, viene determinada por su fijación en la estructura superficial. La figura 115 c mostraba ya la situación de los cilios en el centro, entre las crestas de la película. En la figura 123 se muestra el modelo para *Paramecium caudatum*, cuyas hileras sólo son interrumpidas por la costura ventral, en la que también se encuentra la entrada al vestíbulo.

Los cilios anclados en el centro de las zonas de cilios por su corpúsculo basal están en conexión con los sistemas fibrilares de la película. La figura 118 b mostraba esto en el ejemplo de *Tetrahymena pyriformis*. Lateralmente respecto al corpúsculo basal salen fibrillas que al microscopio electrónico se ven estriadas transversalmente y que se denominan fibrillas cinetodésmicas (fig. 118 KF). En *Paramecium* estas fibrillas se dirigen todas hacia adelante. Terminan en la 4.ª o 5.ª zona de cilios, pero antes se superponen con las fibrillas cinetodésmicas de los cilios vecinos, de manera que, en su conjunto, aparecen como fibrillas longitudinales. Se supone que estas fibrillas pueden estar implicadas en la coordinación del batido de los cilios. Aparte de las fibrillas cinetodésmicas, también fibrillas con una sencilla estructura microtubular sin estrías transversales pueden entrar en contacto con los extremos de los corpúsculos basales, de forma que pueden aparecer estructuras fibrilares muy complicadas en la película, lo cual puede apreciarse contemplando la figura 118 b.

La ordenación de las hileras de cilios sobre la superficie celular, en combinación con la forma del cuerpo celular de los ciliados, que suele ser cilíndrica, más o menos aplanada o también de formas diversas, produce el desplazamiento en una línea en espiral, y las espiras pueden ser diferentes en las diferentes especies. La figura 123 b-e muestra este avance en una línea espiral en varios ejemplos. Por adherencia de cilios vecinos y formación de plaquitas se forman membranas ondulantes de cilios, las **membranelas** (fig. 123 f). Éstas son especialmente típicas para la zona de membranelas adoral de los espirotricos, pero también se presentan en los himenostomados holotricos y en los peritricos. Más que para el movimiento, sirven para crear una corriente de agua que aporta alimento. En la formación de las membranelas tiene lugar en la zona de los corpúsculos basales, entre 2-3 hileras de cilios, una fuerte unión fibrilar, amorfa, de los corpúsculos basales, y una unión laxa de los ejes de los cilios. Las plaquitas que se hallan paralelas entre sí baten metacrónicamente, como los cilios de una misma hilera (fig. 123 f). Mientras que por la fusión de cilios a las membranelas se refuerza la eficacia de su batido, mediante la reunión de cilios en haces se aumenta su estabilidad mecánica y su resistencia. Los **cirros** que de ello resul-

tan sirven en primer lugar como orgánulos de movimiento. Son característicos de los ciliados hipotricos (figs. 123 g, 86). Su movimiento no es coordinado como el de los cilios normales o las membranelas. Más bien pueden moverse independientemente unos de otros.

Las corrientes citoplasmáticas pueden dar por resultado procesos de movimiento mediante la acción conjunta de la película. Sin embargo, en las formas que nadan libremente, tales movimientos del cuerpo no conducen necesariamente a un desplazamiento. Así, por ejemplo, en las euglenas aparecen proyecciones plasmáticas que se des-

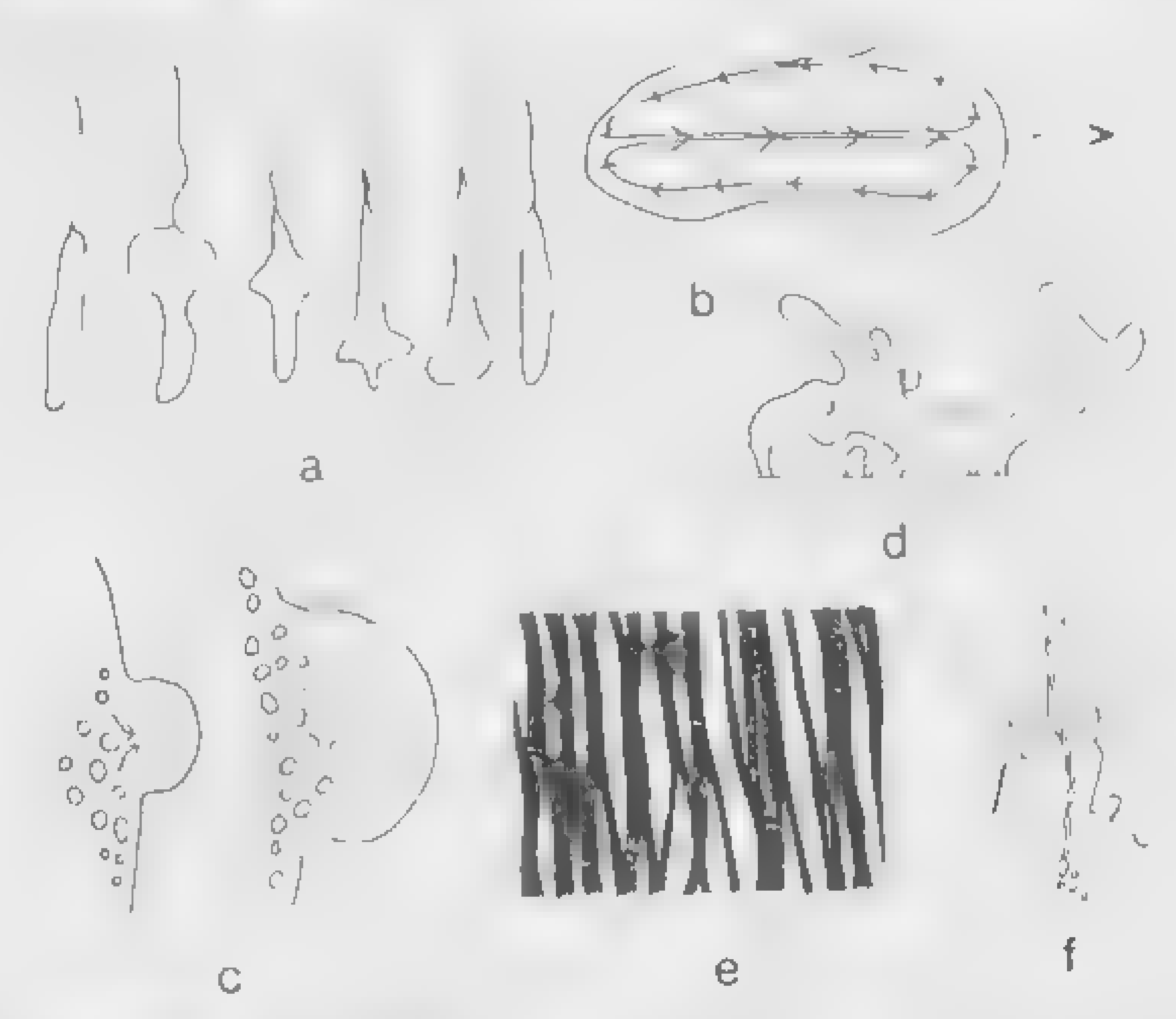


FIG. 124. **a Metabolia** en *Peranema* (euglenoidinos). **b** Corriente plasmática en el movimiento de flujo oscilante hacia adelante de *Entamoeba histolytica*. **c** Formación de un pseudópodo hernial en *Endamoeba blattae*, del intestino de la cucaracha. **d** Movimiento de avance de la ameba *Chaos diffluens*. **e** Fibrillas en la película de *Gregarina polymorpha* (fig. 49 a). Aumento 3000 ×, micrografía electrónica. **f** Canal pinocítico en *Chaos diffluens*, con formación de vesículas pinocíticas.

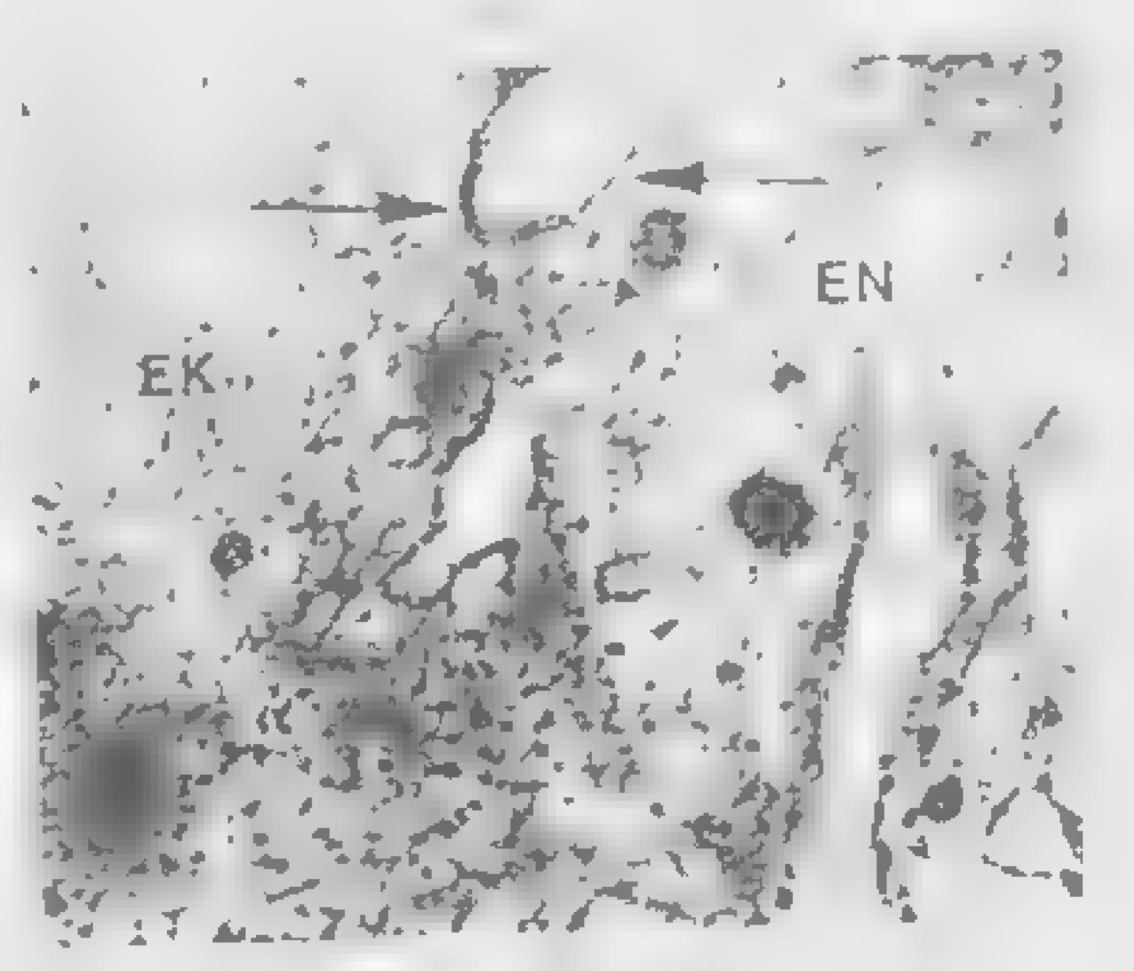


FIG. 125. Estructura plasmática de la ameba *Hyalodiscus simplex*, vista al microscopio electrónico. Izquierda: Ectoplasma. Centro y derecha: Endoplasma con vesículas pinocíticas con clara estructura plasmática (flechas). Aumento 49 000 ×.

plazan hacia atrás en un movimiento ondulante sobre el cuerpo celular (fig. 124 a). Este proceso se denomina **metabolia.** Sólo da por resultado un avance del cuerpo celular cuando está en contacto con una base fija. El movimiento de flujo oscilante (denominado ameboide) es característico de las amebas. La figura 124 b muestra las corrientes plasmáticas mientras tiene lugar el flujo dirigido de *Entamoeba histolytica.* Este tipo de movimiento puede observarse mejor con el microscopio invertido, o sea, mirando por debajo. La corriente plasmática activa recorre el interior como corriente axial, de detrás hacia adelante. A través del plasma central, que fluye hacia adelante, el plasma periférico llega de nuevo, de forma pasiva, al extremo posterior. Con ello, en la ameba la parte anterior está ligada al paso del endoplasma al ectoplasma, y la parte posterior lo está al paso del ectoplasma al endoplasma. Este proceso endoplasma-ectoplasma corresponde a cambios morfológicos de la estructura plasmática. Visto al microscopio óptico, el ectoplasma aparece vidrioso, transparente, hialino, mientras que el endoplasma es granulado y vacuolizado. La figura 125 muestra la diferencia estructural, vista con el microscopio electrónico, de las dos zonas plasmáticas en el ejemplo de la ameba de vida libre *Hyalodiscus simplex,* a la izquierda de la imagen la estructura más densa del ectoplasma, y en el centro y a la izquierda el endoplasma, más suelto, con numerosas vesículas pinocíticas, las cuales, en los lugares señalados por las flechas, permiten reconocer la estructura típica de la pared celular. Aquí también pueden estar presentes vacuolas fagocíticas y mitocondrios.

En la mayoría de las amebas el ectoplasma forma prolongaciones de forma determinada, los pseudópodos. Estas prolongaciones ectoplasmáticas móviles aparecen como lobópodos redondeados por delante y más o menos anchos (figs. 26, 27 a, b, 28 a, b) o como filópodos delgados y aguzados por delante (figs. 27 c, d, 28 c, d). Mientras que los filópodos están formados exclusivamente por ectoplasma, los lobópodos se llenan pronto con endoplasma que fluye a su interior. Pero no sólo son posibles corrientes plasmáticas hacia el pseudópodo, sino que también es posible la corriente a la inversa. En tal caso ello da por resultado la fusión (desintegración) del pseudópodo. Además de las amebas desnudas, también los testáceos y algunos flagelados forman lobópodos (figs. 26, 37 a-d y 2 i), y lo mismo es válido para los filópodos (figs. 37 g, h, 38 a, b, 2 c, q, 4 c). Un modo especial de formación de lobópodos es la de los pseudópodos herniales, que se presenta, por ejemplo, en *Entamoeba histolytica.* Debido a una licuación local, el ectoplasma fluye hacia fuera en algunos lugares y forma como un saco, hasta que seguidamente penetra también endoplasma (fig. 124 c). En *Chaos diffluens* se observó detalladamente que en algunas especies de amebas los pseudópodos pueden ser también utilizados como orgánulos de movimiento. La figura 124 muestra este movimiento.

En la función de los pseudópodos como orgánulos de movimiento es evidente que también intervienen las contracciones que actúan sobre el cuerpo celular cuando los pseudópodos han encontrado un lugar de fijación por delante. Esto lo demuestran también los rizópodos o reticulópodos (figs. 34, 42) que se presentan en los radiolarios y foraminíferos, que son finamente ramificados y a menudo están anastomosados formando un retículo. Pero también el movimiento de flujo del plasma de las amebas debe atribuirse, evidentemente, a elementos contráctiles. Investigaciones realizadas con el microscopio electrónico demostraron que tanto en amebas de vida libre como *Chaos diffluens, Chaos carolinensis* y las acantamebas, como en la parásita *Entamoeba histolytica,* con una técnica adecuada se pueden ver en el citoplasma microfibrillas que están agrupadas en haces. En *Entamoeba histolytica* estos complejos de microfilamentos tienen una longitud de unos 3-4 μm y una anchura de 1-2 μm, y los filamentos, individualmente, un diámetro de 20-60 Å. Faltan cuando en el momento de la fijación no se produce ninguna corriente plasmática. En las formas que nadan libremente, los rizópodos de los radiolarios y foraminíferos, al igual que los axópodos de los heliozoos (figs. 32, 33), sirven como flotadores, que corresponden en su función a las espinas o púas de las globigerinas (figura 41 e). La capacidad de flotación de los radiolarios viene además determinada por su peso específico. El ácido carbónico producido en el metabolismo de los radiolarios reduce por la noche, debido a la formación de vacuolas, el peso específico del cuerpo celular, de modo que éste sube hacia arriba. Con la luz del día el ácido carbónico es consumido por la asimilación de las zooxantelas simbióticas; los radiolarios, con su esqueleto silíceo, se hunden de nuevo. El movimiento vertical diario puede ser de 200-350 m. Se han observado también ampollitas de gas como orgánulos de flotación en algunos testáceos de los géneros *Arcella* y *Difflugia.*

Las gregarinas presentan una forma especial de movimiento. En el microscopio óptico normal se comprueba un movimiento deslizante, sin que sean reconocibles verdaderos orgánulos del movimiento. Si bien antes predominaba la creencia de que se produce una secreción de mucus que impele a las gregarinas hacia adelante, hoy parece más probable que el movimiento se produzca por contracciones muy débiles de la película. En ésta están incluidas muchas fibrillas que podrían aclarar esta forma de movimiento (fig. 124 c). En fotografías con acelerador pueden verse a veces, incluso con el microscopio óptico, movimientos ondulantes de la superficie celular.

La toma de alimento

Los orgánulos de movimiento están también al servicio de la toma de alimento, gracias a la cual la célula del protozoo obtiene el ma-

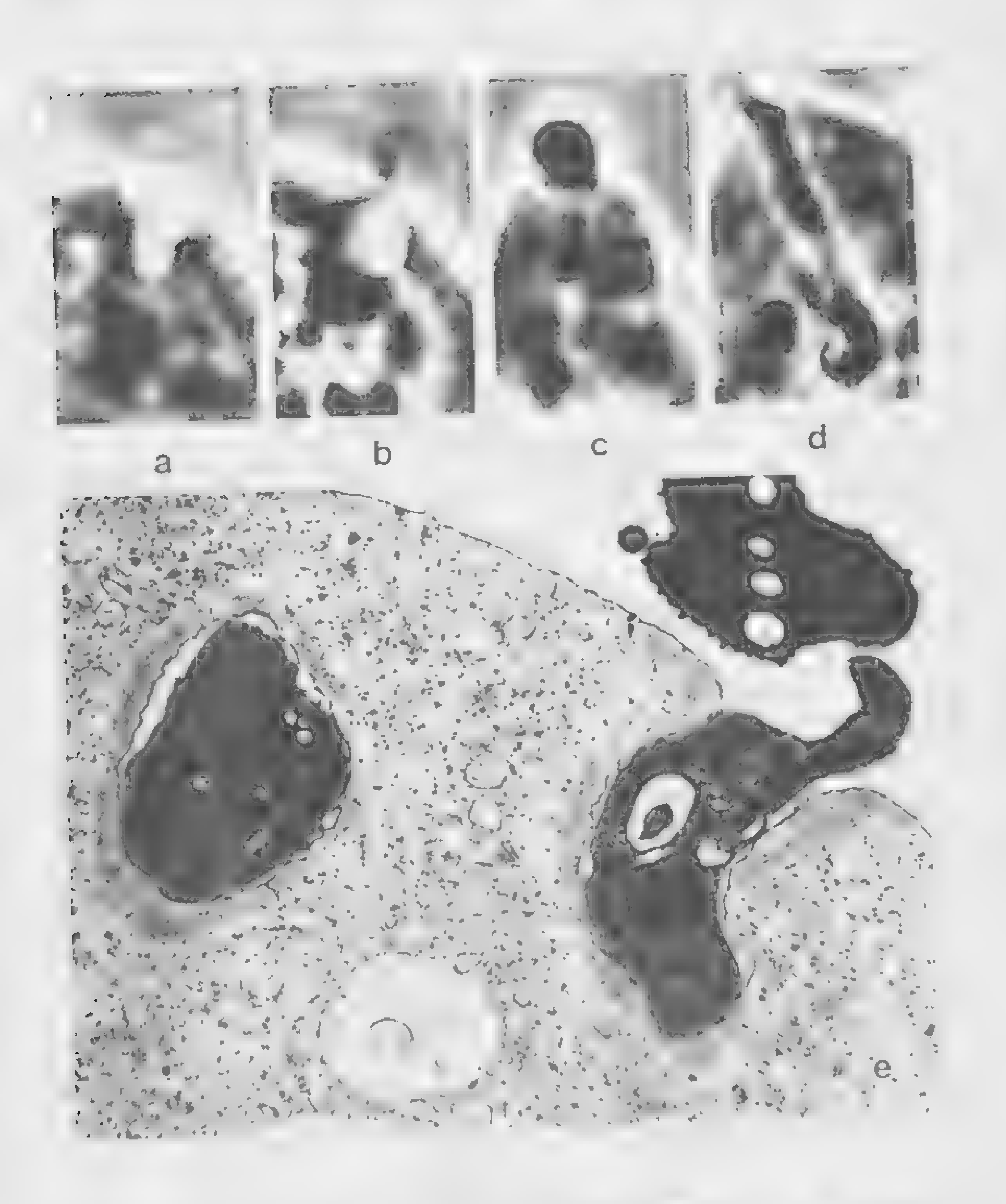


Fig 126. **Pinocitosis y fagocitosis** en *Entamoeba histolytica*. a-d: Imagen ob-
tenida con el microscopio óptico de contraste de fases. Fijación: glutaraldehído.
Aumento 1740 ×. **a** Invaginación pinocítica periférica, **b** vacuola pinocítica ya
cerrada; **c-d**: dos estadios de la fagocitosis por invaginación. Aprehensión de
una critidia, **e** imagen obtenida con el microscopio electrónico de la fagocitosis
por invaginación. Aumento 5300 ×. Arriba, a la derecha: Corte de una critidia
todavía libre, abajo fagocitosis con formación de un fagocollar finamente re-
ticular. A la izquierda: Vacuola digestiva ya formada, en el lumen la critidia
fagocitada, el plasma periférico todavía como fagocollar.

terial de partida para su metabolismo. La toma de alimento puede realizarse por permeabilidad de la película, por pinocitosis y por fagocitosis. Sobre la capacidad de **permeabilidad** ya se habló en el apartado en que se describía la película (pág. 131). Como membrana elemental (unitaria) la película lleva a cabo, según su constitución química y física, un intercambio selectivo de sustancias disueltas en el que se toman con preferencia pequeñas moléculas e iones. La forma más sencilla de permeabilidad es la difusión, que es una toma pasiva de sustancias. Pero, en contraposición a ella, en la mayoría de los casos se precisa energía para la toma de sustancias por permeabilidad. Las moléculas que tienen que transportarse son retenidas primeramente en determinados lugares de la superficie celular, de aquí son filtradas a través de la membrana, y quedan libres de nuevo en el lado interno de la misma. En esta forma de transporte de sustancias intervienen los transportadores (carrier). Se trata de cuerpos proteínicos que se conocen como permeasas. Este proceso parece que sólo es posible hasta un tamaño molecular que no se conoce todavía. Las partículas de alimento mayores son tomadas en estado líquido mediante la pinocitosis, y como alimento sólido, **mediante la fagocitosis.**

Para la **pinocitosis** la célula forma invaginaciones de formas diversas en el citoplasma. En *Entamoeba histolytica* se originan así vacuolas redondeadas (fig. 126 a, b) que luego emigran al interior de la célula. En la ameba de vida libre *Chaos diffluens* se forman invaginaciones finas, tubulares, en cuyo fondo se desprenden por estrangulación pequeñas vesículas al interior celular (fig. 124 f). Las vesículas así formadas por pinocitosis y delimitadas por una membrana pueden a menudo ser muy numerosas en el endoplasma de las amebas y pueden ser reconocidas por la membrana elemental que las rodea (fig. 125, flecha). En las amebas la actividad pinocítica puede ser estimulada por factores externos, especialmente mediante proteínas y aminoácidos, con lo cual pueden ser aprehendidas también otras sustancias que por sí mismas no determinan la pinocitosis, por ejemplo los hidratos de carbono. Sin embargo, la actividad pinocítica es también dependiente del estado fisiológico de la ameba, de lo cual debe deducirse que la pinocitosis está sometida a determinados mecanismos reguladores. Mientras que las vesículas pinocíticas pueden formarse en las amebas en toda la superficie del cuerpo, en algunos protozoos es evidente que ello sólo es posible en lugares concretos. En pruebas con ferritina, que se añadió al medio de cultivo del tripanosoma de la rana *Trypanosoma mega*, se pudo demostrar, con ayuda del microscopio electrónico, que las partículas de ferritina sólo llegan a determinados lugares del saco flagelar, cerca de la base del flagelo. En los opalinos la pinocitosis tiene lugar en la base, entre los pliegues de la película (fig. 115 k). Esto es también válido para la gregarina *Lecudina pellucida* (PV en figura 115 i).

La aprehensión de alimento sólido mediante la **fagocitosis** puede seguirse fácilmente con el microscopio óptico y, por ello, ha sido ampliamente estudiada desde hace largo tiempo. En las amebas, con la formación de lobópodos estirados y móviles puede producirse un flujo de partículas alimenticias entre dos pseudópodos que luego se juntan por fuera, formándose así una vacuola digestiva (fig. 127 a). En otros casos se produce una fagocitosis por invaginación. Un ejemplo de ello nos lo da la aprehensión de critidias (flagelados) en el cultivo libre de bacterias de *Entamoeba histolytica* (fig. 126 c-e). Como en la pinocitosis, se forman en la ameba, en los lugares de contacto, invaginaciones de la película en las que son absorbidos, mediante deformación, individuos del género *Crithidia*, que por lo general quedan inmóviles (fig. 126 c, d). Si el canal de invaginación se cierra por fuera, se origina en el interior celular de la ameba la vacuola digestiva. El estudio de este proceso con el microscopio electrónico muestra que alrededor del canal de invaginación se forma un citoplasma finamente reticulado que se denomina fagocollar y que parece que sirve al mecanismo de invaginación. Cuando la vacuola digestiva está formada (fig. 126, a la izquierda), el fagocollar sólo persiste al principio. Únicamente después de su desaparición se inicia la digestión dentro de la vacuola digestiva, que, lo mismo que las vesículas pinocíticas, está rodeada por la membrana elemental de la película.

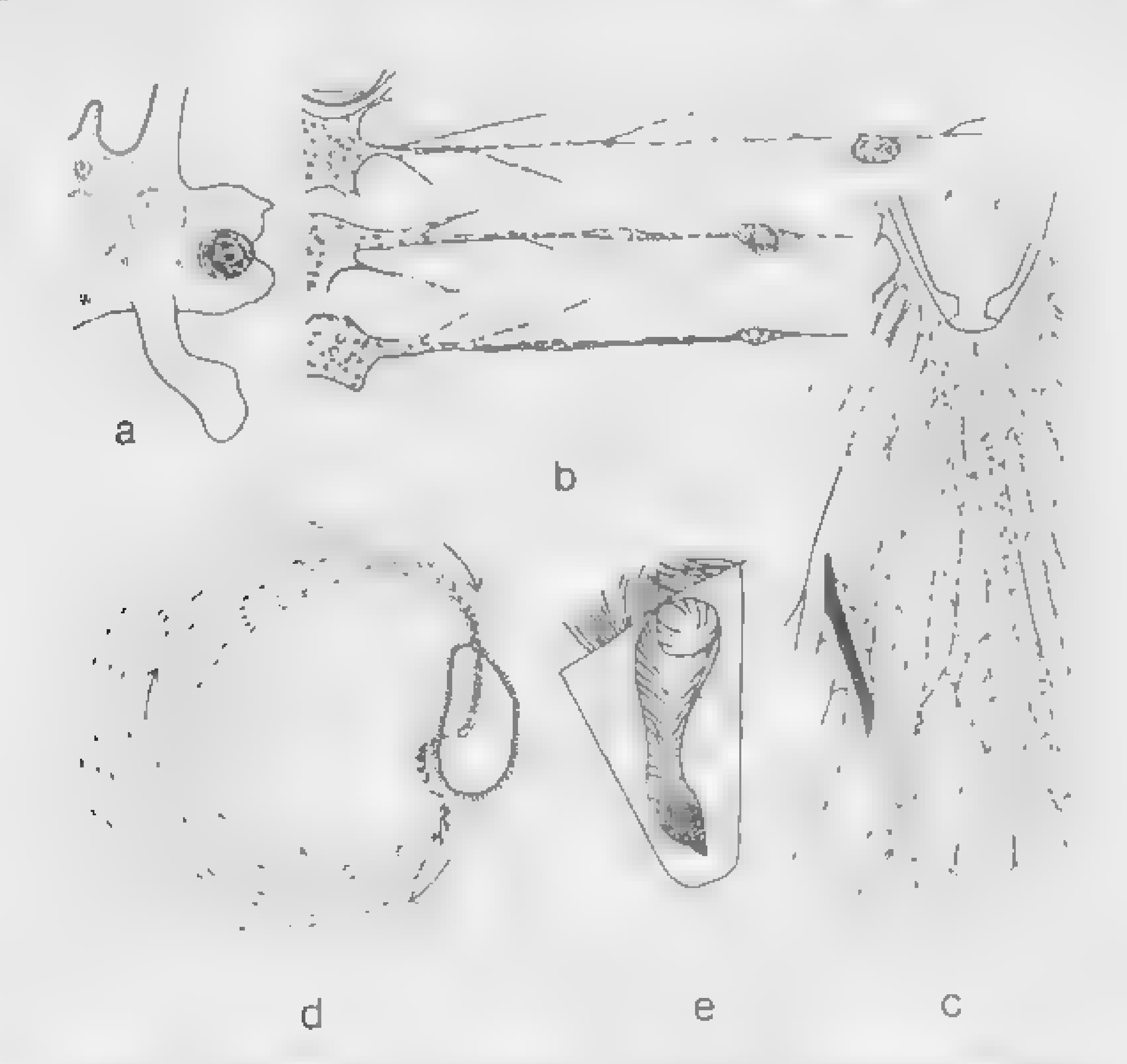


Fig. 127. **a** *Chaos diffluens*, formación de una vacuola digestiva al cerrarse la invaginación por fuera. **b** Rizópodo de *Lieberkühnia wagneri* (testáceos), arriba con un ciliado capturado, debajo fases de la desintegración del ciliado. **c** Diatomea rodeada por varios rizópodos. **d** Formación de un remolino con partículas de tinta china, que pasa por el peristoma ciliado de *Paramecium putrinum*. **e** Vestíbulo de *Carchesium sp.* (ciliado peritrico) con partículas de tinta china que han entrado con la corriente de agua, poco antes del desprendimiento por constricción de la vacuola digestiva.

El proceso de la fagocitosis, que fue especialmente estudiado en las amebas desnudas, se realiza también de forma correspondiente en los testáceos y en muchos flagelados heterótrofos. Un buen objeto de experimentación es en este caso el cultivo de *Trichomonas vaginalis* (fig. 19 d) tras la adición de almidón de arroz en polvo, si bien la forma nadadora de este tricomonádido no presenta pseudópodos. En los hipermastígidos (figs. 20 f, 21), emparentados con los tricomonádidos y que viven en los termes (que comen la madera), incluso partículas de madera de tamaño relativamente grande son aprehendidas en el extremo posterior del cuerpo celular. También las amebas de vida libre pueden fagocitar partículas de alimento grandes, como filamentos de algas mucho más largos que su cuerpo, y enrollarse en vacuolas digestivas. En los demás rizópodos, algunos testáceos, los heliozoos, radiolarios y foraminíferos, los axópodos y rizópodos sirven para la captura de alimento. Al igual que ocurre con los *Crithidia* cuando son aprehendidos por *Entamoeba histolytica*, por lo general los animales capturados quedan inmovilizados al entrar en contacto con los pseudópodos, debido a un efecto tóxico. Seguidamente tiene lugar el transporte de la presa al interior celular (figura 127 b) mediante una corriente plasmática o contracciones del plasma. A veces la desintegración de la presa tiene lugar ya durante el paso por los pseudópodos. Cuando las presas son mayores, la masa plasmática envolvente puede ser muy aumentada por la acción conjunta de varios pseudópodos (fig. 127 c). En correspondencia con los axópodos y rizópodos, los filópodos de las amebas y de los testáceos sirven también principalmente para la captura de alimento y, en menor grado, como orgánulos de movimiento. En los craspedomonádidos (coanoflagelados) tiene también lugar la incorporación de partículas alimenticias mediante corrientes plasmáticas. En ellos el flagelo está rodeado por un collar plasmático al que se adhiere el alimento y por el que es transportado hacia abajo, al interior celular (fig. 16 a).

Diferenciaciones plasmáticas parecidas a una faringe, que tienen su lugar determinado en el cuerpo celular, se designan con el nombre de **citostoma** o boca celular. Existen ya en algunos flagelados, por ejemplo en el género *Chilomastix*, en el cual un gubernáculo situado en el extremo anterior empuja el alimento hacia el citostoma al provocar una corriente de agua (fig. 1 a). También en los esporozoos pueden reconocerse formaciones citostomáticas con la ayuda del microscopio electrónico, de forma que en este caso no sólo tiene lugar la permeabilidad de la que hemos hablado. En los estadios intraeritrocíticos de los parásitos de la malaria, la formación citostomática se reconoce por dos anillos concéntricos que denotan la existencia de un poro citostomático. Mediante la invaginación de

la membrana celular tiene lugar en este punto la toma de plasma eritrocítico, con formación de una vacuola digestiva (fig. 140, Ci en 2E, 5E, 8E). Especialmente marcadas son las formaciones citostomáticas en los ciliados, en los cuales pueden ser muy diversas tanto morfológica como funcionalmente. En los ciliados arremolinadores la formación del citostoma se inicia en la periferia con la cavidad peristomática. Si el peristoma está estrechado en la parte profunda, ya sea en forma de embudo o en forma de tubo, se denomina vestíbulo o citofaringe. La pared del peristoma y del vestíbulo pertenece a la superficie celular y es ciliada (fig. 127 e). Los cilios, a menudo fuertemente desarrollados, están dispuestos de tal modo en la zona del peristoma, que su batido produce un remolino de agua con el cual llegan al citostoma partículas de alimento y son aprehendidas en él (fig. 127 d); a ello puede también contribuir la secreción de mucus, al que la presa queda sujeta. Mediante la adherencia de los cilios a las membranelas o a las membranas se refuerza la eficacia de los cilios del peristoma. En los ciliados peritricos hay una formación especialmente bien desarrollada de la zona peristomática; en ellos toda la anchura del extremo anterior aplanado está rodeada por una fuerte espiral de cilios, una espiral de dos hileras, levógira, cuya hilera externa se continúa hasta el vestíbulo como membrana ondulante (figs. 87-89). En los ciliados conotricos los únicos cilios del cuerpo se encuentran en el interior del embudo espiral (fig. 90). En estas formas fijas sirven únicamente para la formación de remolinos que atraen el alimento hacia el citostoma. Si el alimento se acumula en el fondo (fig. 127 e), se forma allí, por constricción, una vacuola digestiva que emigra hacia el interior de la célula para realizar la digestión del alimento (fig. 129).

Mientras que los ciliados, como formadores de remolinos, fagocitan partículas alimenticias relativamente pequeñas, los cazadores capturan presas mayores y las ingieren por un citostoma extensible. Un ejemplo de ello es *Didinium nasutum* (fig. 74 b). El citostoma posee un cono oral saliente (fig. 74 b, 128 e) provisto de pexicistos por delante, que sirven como orgánulos de captura y tienen forma de clavija. *Didinium nasutum* está especializado en paramecios. Al contacto con los paramecios, éstos quedan sujetos por los pexicistos. Ante esta situación, los paramecios se defienden expulsando tricocistos (fig. 137 d). En esta fase *Didinium* puede eludir este contraataque mediante la formación de un tubo por parte del cono oral, sin que por ello suelte la presa. Entretanto, los toxicistos que rodean a los pexicistos inyectan en el paramecio un veneno paralizante y mortal. Seguidamente, el citostoma de *Didinium* se ensancha, atrapa la presa y la traga (fig. 128 a-d). Lo mismo que *Didinium*, también otros cazadores están casi siempre especializados en animales concretos. No obstante, también materia muerta puede servir como alimento, por ejemplo para *Coleps hirtus* (fig. 75 d). Mediante la in-

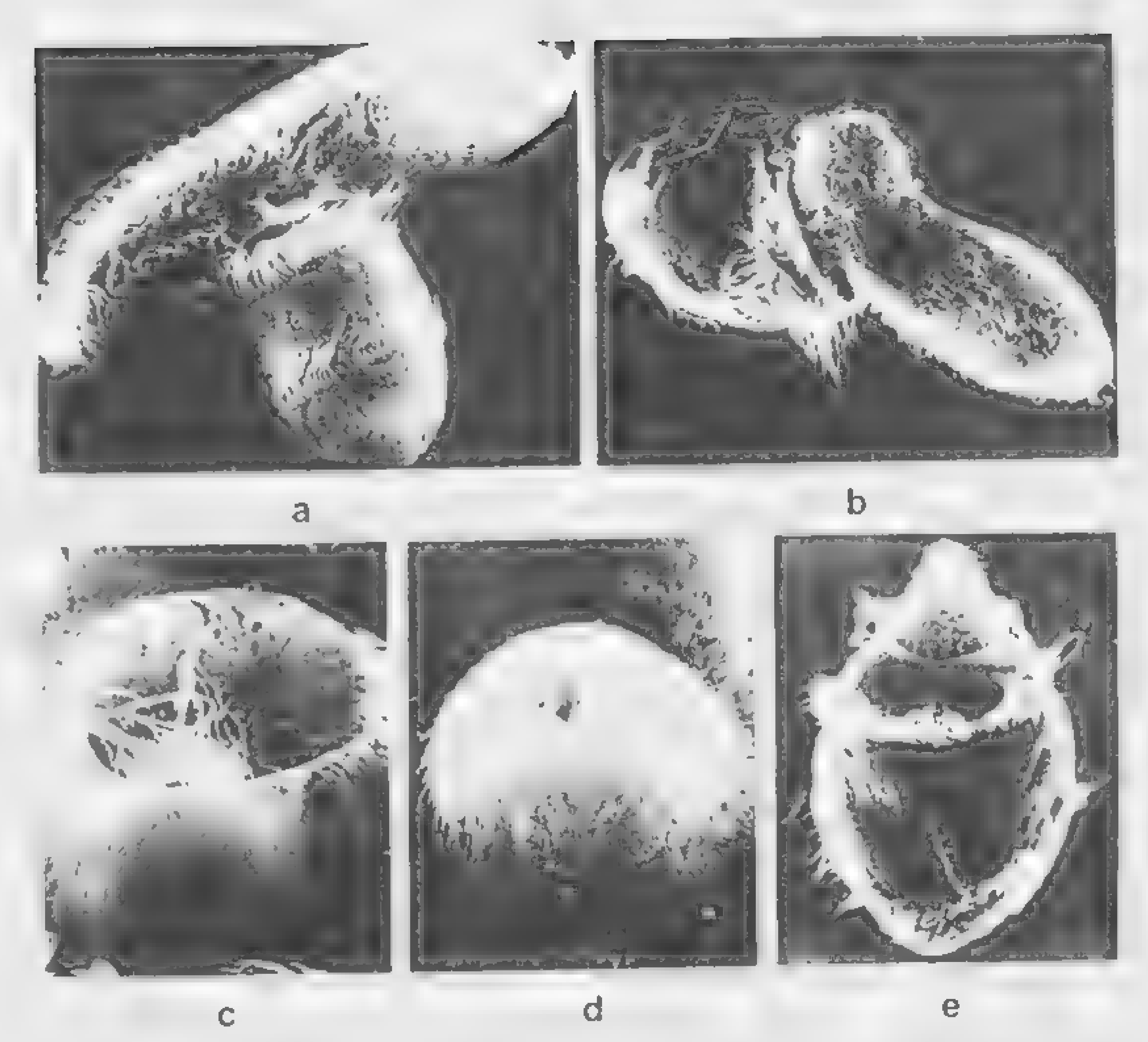


FIG. 128. Fagocitosis de *Paramecium multimicronucleatum* por parte de *Didinium nasutum*. **a** Captura de la presa con el citostoma muy abierto, **b** *Didinium nasutum* inicia la ingestión de la presa, **c** vista del citostoma de *D. nasutum* con la presa casi ingerida del todo, **d** cierre del citostoma en la punta del cono oral después de realizada la fagocitosis, **e** *D. nasutum* con el cono oral saliente después de la comida. Técnica de la fotografía: microscopio electrónico de exploración. Aumento: a = 300, b = 290, c = 900, d = 1530, e = 275.

corporación de triquitos, que son varillas reforzadas, puede formarse un enrejado en la pared del citostoma (fig. 73 g, h). Gracias a este refuerzo los ciliados están capacitados para desmenuzar filamentos de algas que les sirven de alimento. Según esta base, los gimnostomados se diferencian en **cirtoforinos** (con enrejado de refuerzo) y **rabdoforinos** (con toxicistos).

De los prostomados depredadores pueden derivarse los suctores, que sólo en la forma juvenil, como zoósporas, poseen cilios holotricos, pero que cuando se fijan, en estado adulto, carecen de ellos y se alimentan de forma depredadora mediante tentáculos chupadores (fig. 91). En muchos suctores los tentáculos sirven al mismo tiempo como tentáculos chupadores y capturadores. En el ensan-

chamiento del extremo, la cabeza del tentáculo, hay haptocistos, formaciones bacilares cortas con un engrosamiento en el extremo en forma de balón, que cuando entran en contacto con la presa perforan su película y sujetan a los ciliados que les sirven de alimento (figura 91 c). También aquí puede ser que los ciliados queden paralizados por una sustancia tóxica. En el interior de los tentáculos hay fibrillas ordenadas periféricamente. El lumen, que es tubuliforme, está lleno de plasma. Por este lumen es ingerido el plasma de la presa en el momento de la succión. En algunos suctores existen dos tipos de tentáculos. Así, por ejemplo, *Ephelota gemmipara* (figura 91 m) tiene tentáculos capturadores largos y puntiagudos y tentáculos chupadores más cortos. En los tentáculos chupadores, que tienen también movimiento lateral, se encuentran asimismo fibrillas centrales de la forma microtubular. Tras la captura de la presa, estas fibras pasan a los tentáculos chupadores, más cortos.

La digestión

Tan pronto como llega al citoplasma el alimento tomado por el protozoo, queda encerrado dentro de una vacuola digestiva; ésta se forma por una constricción de la película, que da lugar a una ampo-

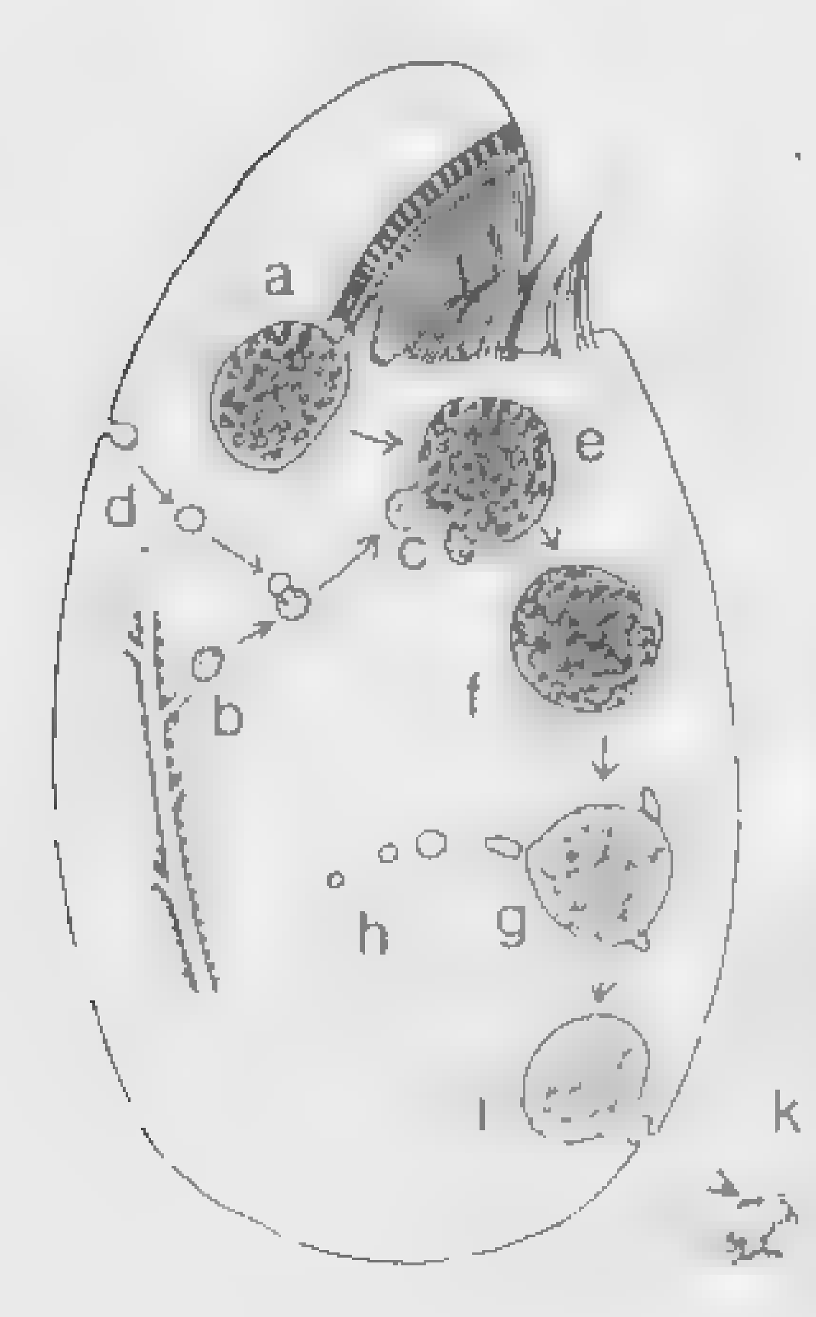


FIG. 129. *Tetrahymena pyriformis.* **Esquema de la digestión. a** Vacuola digestiva acabada de formar, **b** lisosoma en la zona del retículo endoplasmático, **c** lisosoma antes de penetrar en la vacuola digestiva, **d** formación de vesículas pinocíticas y su fusión con un lisosoma, **e** vacuola digestiva durante la incorporación del enzima, **f** fase digestiva de la vacuola nutritiva, **g** difusión de las sustancias nutritivas del alimento en el citoplasma con formación de vacuolas, **h** transporte de sustancias nutritivas en las vacuolas plasmáticas, **i** expulsión de los restos no digeridos (defecación), **k** bolitas de excremento expulsadas.

llita. Independientemente de si esta vacuola se ha originado por pinocitosis o por fagocitosis, su pared es una membrana elemental. Es aquí, en la vacuola digestiva, donde empieza la digestión enzimática.

La figura 129 muestra esquemáticamente los procesos digestivos en el ejemplo del ciliado *Tetrahymena pyriformis.* Después que un remolino de agua ha llevado al citostoma una determinada cantidad de alimento, en el fondo del mismo se forma una vacuola digestiva (nutritiva) (fig. 129 a). Para que se inicie la digestión, los fermentos digestivos deben llegar a la vacuola. Estos enzimas (fermentos) son hidrolasas que descomponen la macromolécula en fragmentos de bajo peso molecular. En los ciliados tales enzimas se forman en el área del retículo endoplasmático granular; en otros casos están en relación con el aparato de Golgi. Los enzimas aparecen primero en forma de «gránulos», pequeñas ampollitas delimitadas por membranas, que se denominan lisosomas. La figura 129 b muestra una pequeña ampollita (lisosoma) que se halla todavía en el área del retículo endoplasmático granular. Los lisosomas tienen un tamaño de unos 200-400 Å, no muestran estructuras internas características observados al microscopio electrónico y, debido a su peso específico, pueden ser aislados en el gradiente de densidad obtenido por ultracentrifugación de suspensiones citoplasmáticas. Contienen principalmente hidrolasas tales como α-glucosidasa, fosfatasa ácida, desoxirribonucleasa, ribonucleasa, proteasa, α-amilasa y β-N-acetilglucosaminidasa. El enzima principal de los lisosomas es la fosfatasa ácida.
Bajo el estímulo de la vacuola digestiva tiene lugar una rápida emigración de los lisosomas a dicha vacuola (c), y durante esta emigración resorben líquidos tomados por pinocitosis (d). Sólo cuando los enzimas de los lisosomas han penetrado en la vacuola digestiva empieza la descomposición del alimento (f). Los productos de la descomposición que

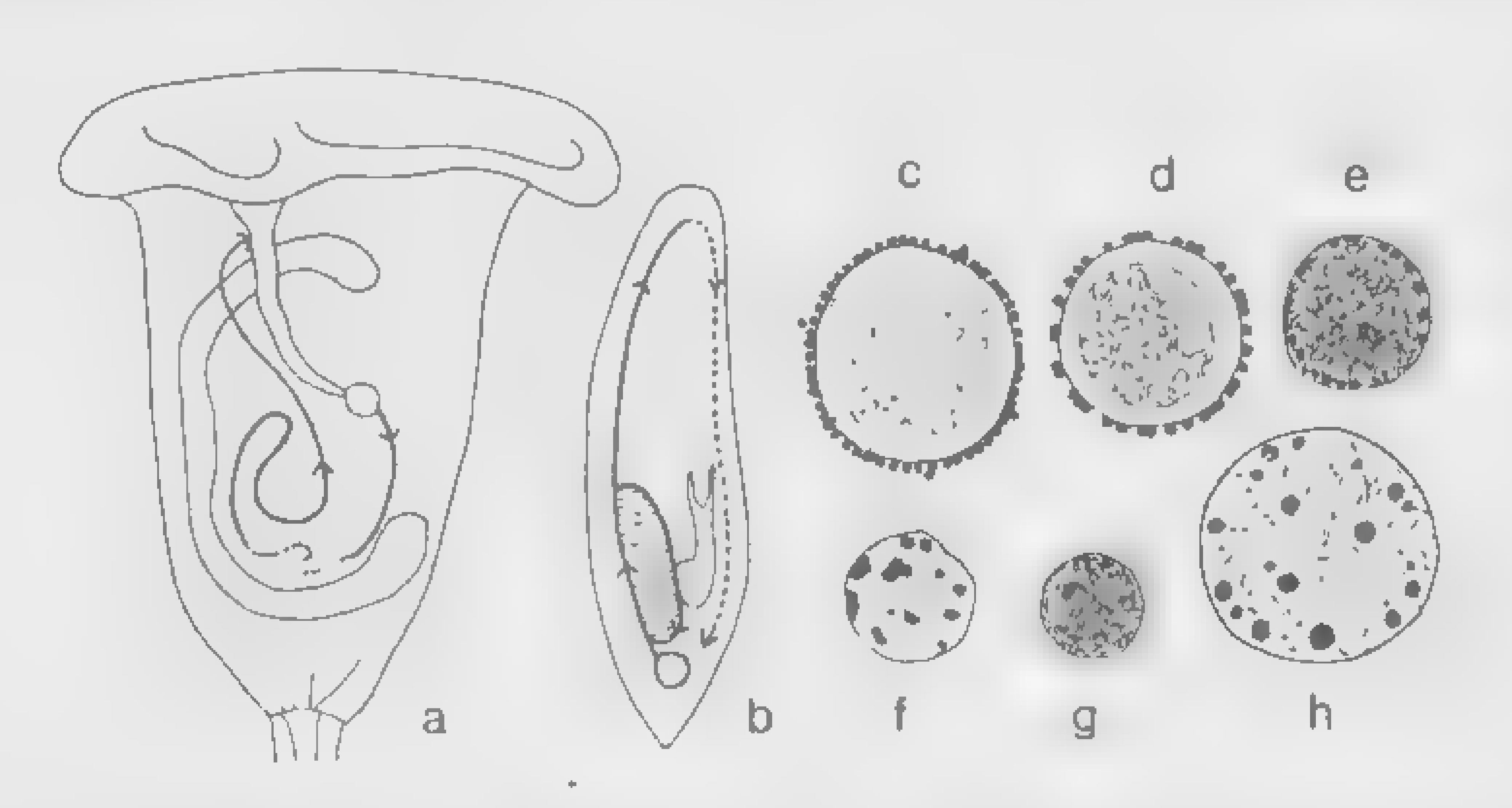


FIG. 130. **Caminos y modificaciones de las vacuolas digestivas. a** Emigración (ciclosis) de la vacuola digestiva en el ciliado peritrico *Carchesium polypinum* desde la base del vestíbulo hasta la defecación en el vestíbulo. En la zona punteada de la ciclosis la vacuola digestiva tiene reacción ácida. **b** Ciclosis de la vacuola digestiva de *Paramecium caudatum.* Zona a trazos = ciclosis pequeña; en la periferia = ciclosis mayor. **c-h** Modificaciones de la vacuola digestiva de *Paramecium* durante la ciclosis, **c** joven vacuola digestiva con portadores de enzimas (lisosomas) incorporados, **d-g** reducción de la vacuola digestiva por pérdida de agua y transición a la reacción ácida (la coloración con rojo neutro da rojo oscuro) con mayor actividad digestiva después de la entrada de los lisosomas, **h** aumento de tamaño de la vacuola por adición de agua, con transición a la reacción alcalina (la coloración con rojo neutro da amarillo).

son aprovechables para la célula, o sea, las substancias nutritivas necesarias para el metabolismo constructivo y energético difunden a través de la membrana de la vacuola digestiva y forman en el plasma circundante pequeñas vacuolas citoplasmáticas de substancia nutritiva que emigran a los lugares donde son necesarias (g, h). Con ello, la vacuola digestiva se convierte en vacuola excretora (i), que expulsa al exterior la materia indigerible en forma de bolitas (k).

El camino que sigue la vacuola no está bien definido en los protozoos de organización sencilla, por ejemplo en las amebas; sólo se sabe que las vacuolas digestivas siempre aparecen en el endoplasma. En los ciliados de organización más elevada la vacuola digestiva sigue un curso bien determinado, la ciclosis. La figura 130a muestra este curso de emigración en el ejemplo del ciliado peritrico *Carchesium polypinum*. El alimento acumulado en el fondo del vestíbulo (figura 127 e) produce el desprendimiento de la vacuola digestiva cuya ciclosis transcurre según la línea de flechas. En la parte inferior, punteada, la vacuola digestiva experimenta transitoriamente una reacción ácida con un valor pH de aproximadamente 4,5. La defecación del resto indigerible tiene lugar delante, en el vestíbulo. *Paramecium caudatum* presenta un circuito oval de la vacuola digestiva, que en la figura 130 b se representa a trazos. Sin embargo, y según la clase de alimento tomado, esta pequeña ciclosis puede estar conectada con una ciclosis mayor que recorre todo el cuerpo. La formación y el trayecto de las vacuolas digestivas pueden seguirse fácilmente haciendo que los animales ingieran gránulos de carmín. Mediante coloración vital con rojo neutro puede también observarse en *Paramecium* un cambio en el valor pH de las vacuolas: Éstas, al perder agua se hacen más pequeñas y experimentan una reacción ácida con un valor pH de 4,0 aproximadamente (fig. 130 c-g), con lo cual los portadores de enzimas que primero se hallan en la periferia de las vacuolas (c, d) penetran en su interior. Entonces la vacuola se agranda de nuevo por la adición de agua y su contenido experimenta una reacción alcalina (fig. 130 h). La tinción con rojo neutro da color rojo a la vacuola ácida y amarillo a la vacuola alcalina. Este cambio del valor pH concuerda con las condiciones en el tracto digestivo de los animales superiores y es necesario porque el óptimo de eficacia de los diferentes enzimas digestivos requiere diferentes reacciones.

Cómo se realiza la cesión de los productos de descomposición obtenidos gracias a las reacciones enzimáticas y cuáles son las sustancias nutritivas esenciales para el metabolismo puede verse en la micrografía electrónica de la ameba *Pelomyxa carolinensis*, en la figura 131. La vacuola digestiva, rodeada por una membrana, muestra aquí, después de haber ingerido un *Paramecium* y un *Tetrahymena*, periféricamente dentro de la membrana una zona homogénea con las sustancias nutritivas ya descompuestas que deben pasar al citoplasma de la ameba para continuar el metabolismo. Esto se produce

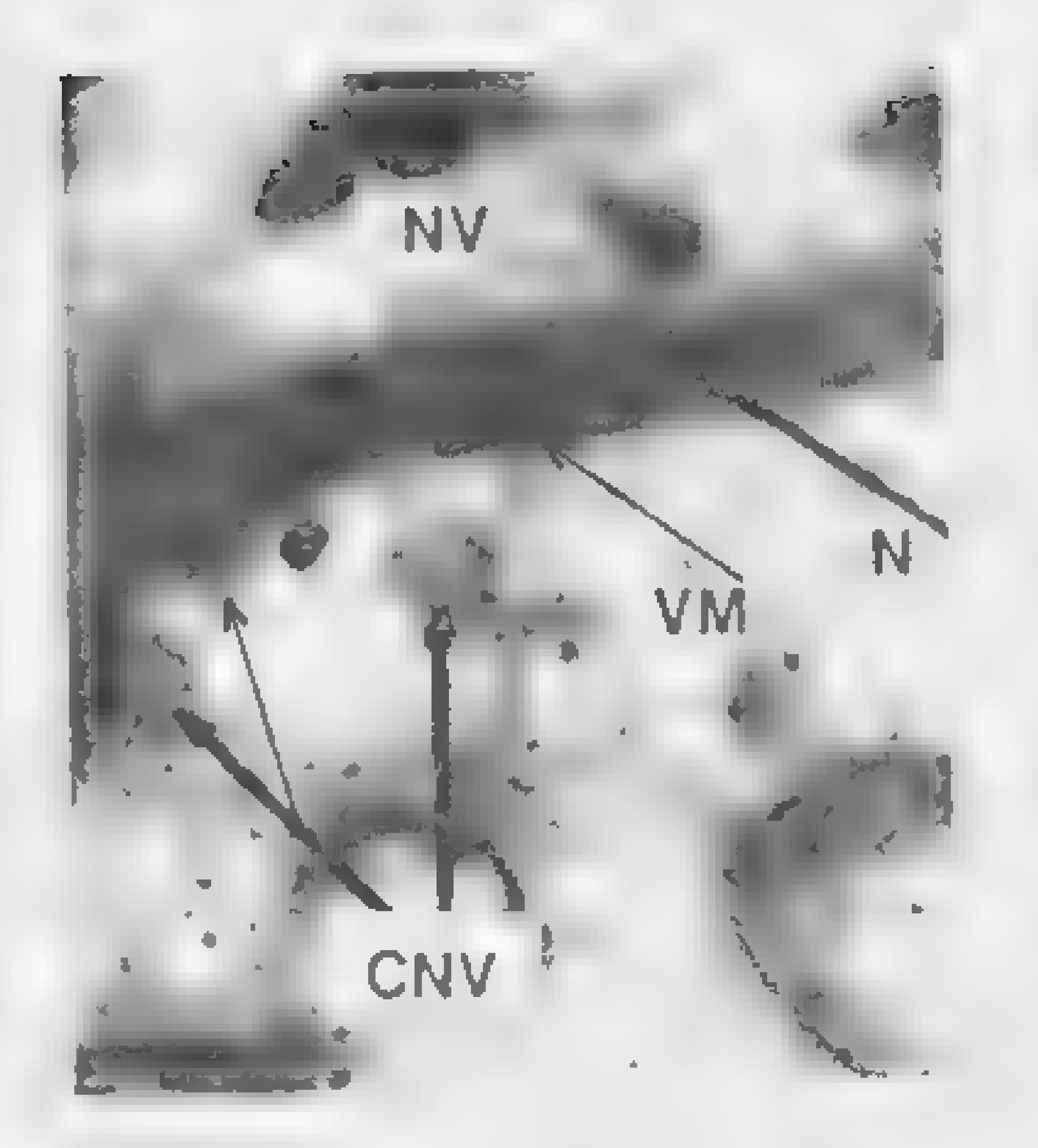


FIG. 131. Micrografía electrónica. Borde de una **vacuola digestiva** (NV) de *Pelomyxa carolinensis*. VM = membrana de la vacuola, N = sustancias nutritivas formadas detro de la membrana por la digestión, CNV = vacuolas nutritivas citoplasmáticas después de la difusión de las sustancias nutritivas a través de la membrana.

en primer lugar por difusión a través de la membrana de la vacuola, tras lo cual en el lado externo de ella se forman pequeñas vacuolas de sustancia nutritiva en el citoplasma (fig. 131 CNV). Estas vacuolas transportan las sustancias nutritivas a las demás zonas celulares. Son vacuolas citoplasmáticas, y se diferencian de las vacuolas pinocíticas por su pequeño tamaño y porque carecen de membrana elemental.

Lo mismo que en los procesos digestivos, todos los procesos ulteriores del metabolismo constructivo y energético son dependientes de la acción de enzimas específicos. Éstos pueden comprobarse por métodos bioquímicos en los extractos de protozoos aislados, pero en parte también pueden reconocerse en el cuerpo de los protozoos mediante reacciones citoquímicas. En este caso, la capacidad catalí-

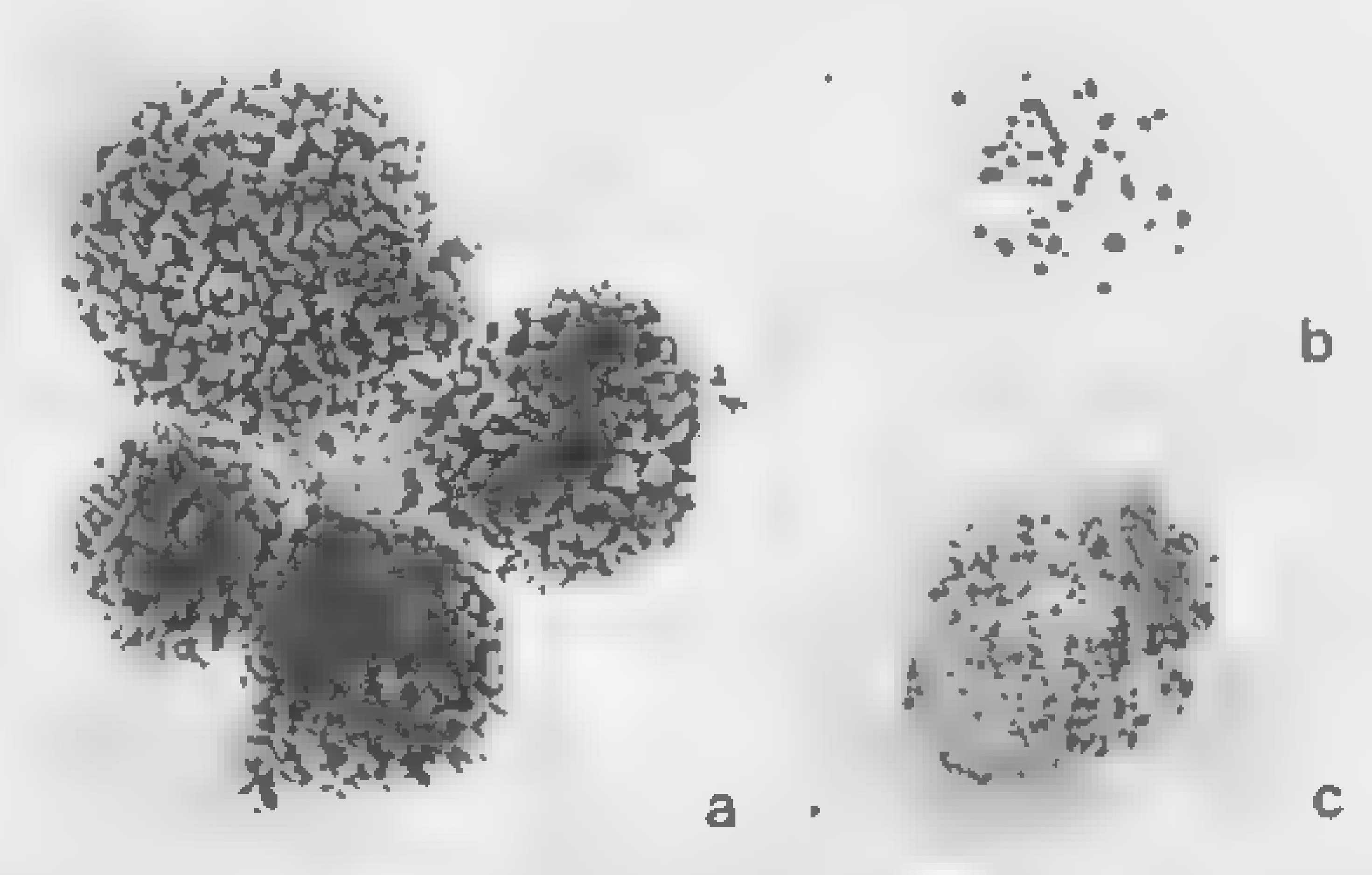


FIG. 132. **Reacciones a los fermentos** en *Entamoeba histolytica*, en un cultivo libre de bacterias y con critidias como alimento suministrado. a Reacción ácida a la fosfatasa según BURSTONE en 4 amebas, b una ameba tras la reacción a esterasas inespecíficas según BURSTONE, c reacción al enzima lipoildeshidrogenasa según SCARPELLI, HESS y PEARCE.

tica de los enzimas hace que el substrato específico añadido cambie químicamente de tal modo que él mismo se convierte en un pigmento o se une a un pigmento añadido. La figura 132 muestra esto en *Entamoeba histolytica,* en un cultivo libre de bacterias y con critidias como alimento suministrado. La figura muestra la reacción a la fosfatasa ácida (a), a esterasas inespecíficas (b) y a la lipoildeshidrogenasa (NAD-diaforasa) (c), siendo la fosfatasa ácida la que predomina en cantidad.

Como ya dijimos antes, los enzimas importantes para la digestión se forman en los lisosomas ya en el citoplasma; éste está protegido de la acción de los enzimas por la membrana delimitante de los lisosomas. Lesiones experimentales de esta membrana mediante detergentes, sales biliares y alteraciones en la permeabilidad de la membrana conducen a la liberación de los enzimas y, con ello, a la plasmolisis. Bajo tales condiciones afisiológicas, los enzimas de los lisosomas producen la autodestrucción de la célula.

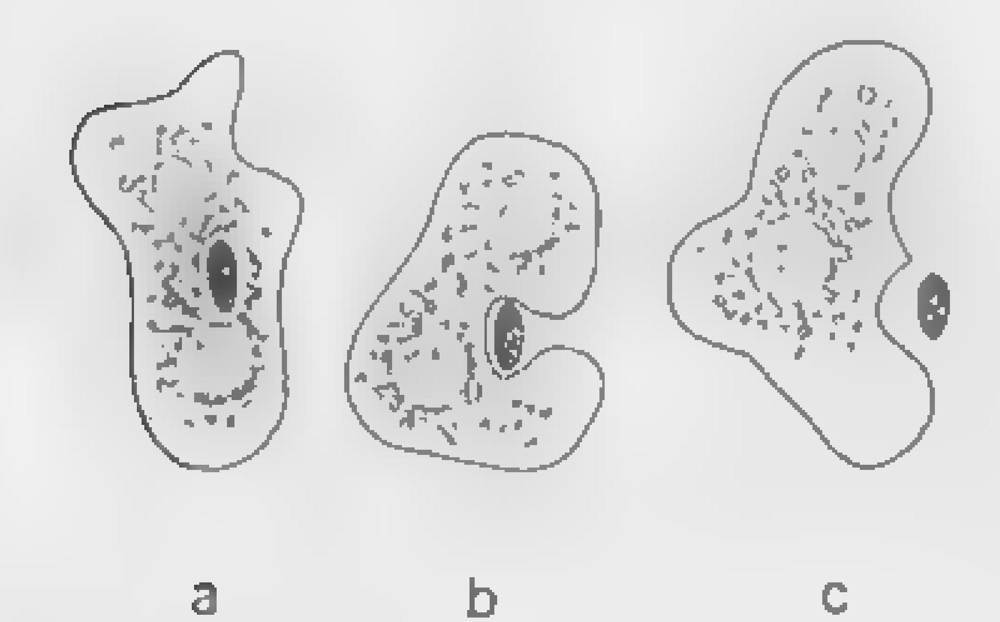


FIG. 133. *Defecación* en una ameba, en un lugar cualquiera del cuerpo.

En la figura 129 k podía verse que los restos no digeridos en la vacuola digestiva eran expulsados al exterior mediante el vaciado de la vacuola. En los rizópodos la defecación puede tener lugar en cualquier parte de la superficie celular. La figura 133 muestra este proceso en una pequeña ameba de vida libre. La vacuola, emigrada a la película, estalla y vacía su contenido. En los ciliados de forma definida el lugar de defecación es determinado y se denomina ano celular o **citopigio.** Éste, o bien sólo aparece en el momento de la defecación, o bien, si la película es más consistente, también es reconocible en otro momento, por ejemplo en el extremo posterior de *Balantidium coli* (fig. 1 c), *Eudiplodinium maggii* (fig. 84 b) y *Ostracodinium dentatum* (fig. 84 d). En algunos infusorios de la panza el citopigio puede llegar hasta el interior celular como canal anular reforzado con fibras, y, debido a la acumulación de hidratos de carbono, se puede representar claramente (fig. 134 b). No obstante, la defecación no siempre tiene lugar en la parte posterior del cuerpo. Como se vio en la figura 130 a, en *Carchesium* tiene lugar en el vestíbulo. En los craspedomonadinos, los coanoflagelados (figura 16), tiene lugar dentro del collar.

Sustancias de reserva

Cuando hay un abundante suministro de alimento, muchos protozoos almacenan en su cuerpo sustancias de reserva que pueden ser utilizadas en momentos de escasez. Para las formas de tripanosomas africanos parásitos de la sangre, que viven en un medio en que hay superabundancia de glucosa, esto no es necesario. Por ello no es de extrañar que no sinteticen glucógeno. Pero si se les traslada a un medio sin glucosa, mueren al cabo de pocos minutos.
Para los protozoos que viven en condiciones difíciles, la capacidad de sintetizar glucógeno es de importancia vital. Así, la forma promastigota de *Leishmania donovani* posee bolitas de glucógeno, y los quistes de *Jodamoeba bütschlii* y de las entamebas poseen una vacuola de glucógeno (fig. 134 a). En los protozoos se encontraron los siguientes polisacáridos almacenadores de energía, que son todos

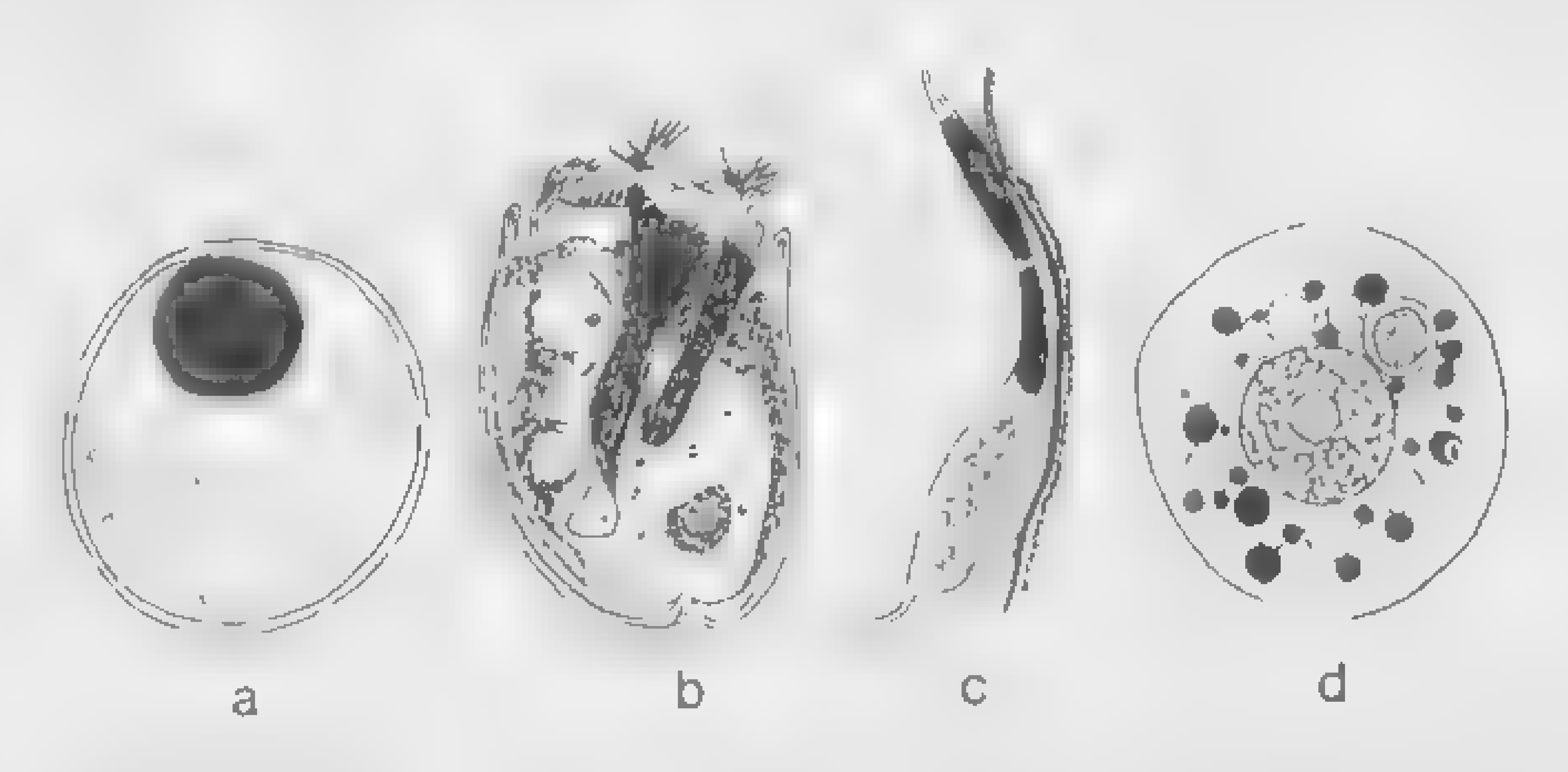


FIG. 134. **Sustancias de reserva. a** Quiste de *Jodamoeba bütschlii* con vacuola de glucógeno intensamente teñida, **b** el ciliado *Eudiplodinium medium,* coloración del glucógeno 16 horas después de haber ingerido almidón, con acumulación preferente en las dos placas esqueléticas alargadas, en el tubo anal y en otras estructuras fibrilares, **c** el mismo animal en corte transversal, arriba a la derecha están las dos placas esqueléticas ricas en amilopectina, y debajo el macronúcleo rodeado de fibrillas, **d** zona plasmática del fitomonadino *Haematococcus pluvialis* con numerosas inclusiones de coloración oscura (volutina), arriba a la derecha del núcleo central hay un pirenoide.

polímeros de la glucosa: glucógeno en *Tetrahymena, Trichomonas* y *Prototheca,* así como en las amebas citadas y en las gregarinas; almidón en *Polytomella, Polytoma* y *Chilomonas;* amilopectina en los infusorios de la panza y en *Eimeria;* celulosa en *Acanthamoeba;* un polímero glucogénico con enlaces β-1-3 en *Ochromonas, Astasia* y *Euglena* (= paramilo). Hay que citar además la leucosina de los crisomonadinos y heterocloridinos, así como aceites y grasas en los crisomonadinos, criptomonadinos, dinoflagelados y cloromonadinos.

Una cantidad suficiente de sustancias de reserva es especialmente necesaria para el metabolismo de los quistes, ya que éstos no toman ningún alimento. Así, el quiste de *Entamoeba histolytica* no sólo forma una vacuola de glucógeno, sino también cuerpos cromidiales (fig. 116 e, f) que se tiñen intensamente y que son utilizados durante la maduración del quiste, ligada a la división nuclear múltiple (fig. 116 g). Estos cuerpos cromidiales son agregados ribonucleoproteínicos que, con el microscopio electrónico, ya en el estadio previo a la formación del quiste pueden reconocerse en el citoplasma de la ameba como complejos que forman capas cristaloides y que están finamente distribuidos.
Mientras que las acumulaciones de polisacáridos en los estadios vegetativos se suelen presentar en el citoplasma finamente distribuidas, en las gregarinas pueden agregarse en forma de gránulos. En los quistes de las amebas intestinales se forman vacuolas especiales de glucógeno que, con la adición de yodo o de otro colorante para el glucógeno, se tiñen intensamente (fig. 134 a). Si el quiste es expulsado con los excrementos, el contenido de glucógeno se consume lentamente. En los infusorios de la panza hay una abundante deposición de amilopectina en lugares determinados de estructuras fibrilares. En algunos géneros, junto a los sistemas fibrilares periféricos (figura 117 b) existen también redes fibrilares alargadas, de retículo muy estrecho, alveolar, que son las placas esqueléticas. Todos estos sistemas fibrilares son lugares preferidos de almacenamiento. La figura 134 b muestra un ejemplo de ello en una preparación total. También el tubo anal anular, por encima del citopigio, está intensamente cubierto con hidratos de carbono. En la figura 134 c se representa una sección transversal del ciliado *Eudiplodinium medium*. Arriba a la derecha se hallan las dos placas esqueléticas que contienen sustancias de reserva, y debajo el macronúcleo, seccionado transversalmente. Tras haber ingerido almidón en abundancia, toda la célula adquiere una coloración polisacárida intensa. La figura 134 b y c muestra la situación 16 horas después. De 50 a 60 horas después de la ingestión, todo el contenido de amilopectina ha sido consumido.
También en los protozoos heterótrofos las grasas y aceites en forma de gotitas constituyen a menudo sustancias de reserva que se forman principalmente a partir del metabolismo de los hidratos de carbono, con mayor abundancia en los radiolarios y en el dinoflagelado *Noctiluca miliaris*, así como en *Eimeria gadi*, un coccidio de la vejiga natatoria del abadejo. Una acumulación demasiado abundante de grasa puede conducir, tanto en los protozoos como en los metazoos, a estados patológicos o a la degeneración, que, por ejemplo, fue observada en el fitomonadino *Polytoma uvella*. En algunos protozoos, exceptuados los ciliados, en las tinciones llaman la atención inclusiones que poseen una marcada afinidad con los pigmentos básicos, por lo que puede presentarse también una alteración del

color, una metacromasia. La figura 134 d muestra tales inclusiones en el ejemplo del fitomonadino *Haematococcus pluvialis*. Mediante tratamiento con ribonucleasa se comprobó que se trataba aquí de compuestos con contenido de RNA. En medios de cultivo sin contenido de fósforo estas inclusiones se consumen rápidamente. Los flagelados se enquistan o mueren. Estas inclusiones metacromáticas se denominan **volutina**. Son reservas de fosfato, contienen polifosfatos de cadena larga y son importantes para la división celular.

Osmorregulación y excreciones

El plasma, con sus sustancias fundamentales orgánicas y sus sales minerales, tiene en los protozoos de agua dulce una presión osmótica más elevada que el ambiente circundante. Debido a la permeabilidad de la película, de tales medios hipotónicos difunde continuamente agua al plasma celular. Para equilibrar estos gradientes osmóticos, tales protozoos poseen un sistema de bombeo en forma de vacuolas pulsátiles mediante las cuales el líquido absorbido es expulsado de nuevo para mantener el equilibrio de la presión fisiológica. En algunos ciliados las vacuolas pulsátiles son especialmente notorias. En la figura 77 a se representa en el ejemplo de *Frontonia leucas*, a la izquierda, una vacuola pulsátil con largos canales nefrídicos que conducen el líquido a la vacuola. *Paramecium caudatum* (figura 77 b) posee dos vacuolas pulsátiles que trabajan a un ritmo opuesto. En la fase de diástole el depósito central, que es la propia vacuola, se llena (fig. 135 b). Mediante una contracción súbita la vacuola vacía su contenido al exterior. Esta fase se denomina sístole (figura 135 a). Los canales nefrídicos, que entonces se hinchan, llevan de nuevo líquido al depósito central, con lo cual se inicia nuevamente la diástole en la vacuola central. La investigación con el microscopio electrónico permite el análisis de este proceso. En la figura 135 c el canal nefrídico (NK) se encuentra en la diástole y la vacuola pulsátil (PV) en la sístole. La penetración de líquido desde el plasma celular al canal nefrídico se realiza a través de un sistema reticular de túbulos nefrídicos ramificados que por un lado están en conexión abierta con el canal nefrídico y por otro lado están en contacto con el retículo endoplasmático. El canal nefrídico está unido a la vacuola pulsátil por la ampolla a través del canal de inyección estrechado. Por este camino, y por contracción del canal nefrídico, tiene lugar el paso del líquido a la vacuola pulsátil; para impedir el retroceso del líquido al plasma, se rompe el contacto entre el canal nefrídico y la red de túbulos nefrídicos. La figura 135 d muestra esta fase con el canal nefrídico en la sístole y la vacuola pulsátil en la diástole. Por medio de fibrillas contráctiles de la vacuola, cuando ésta inicia la sístole se produce una contracción de la ampolla y de su canal de inyección, de forma que el líquido acu-

mulado es expulsado al exterior por un poro excretor (EP) que puede cerrarse mediante una membrana, a través de la película. El principio de llenado de la vacuola pulsátil a través de los canales nefrídicos no se realiza en todos los protozoos. En el caso más sencillo se forman en el plasma ampollitas que sólo se diferencian de las vacuolas normales por su forma de vaciado al exterior. En algunos protozoos tiene lugar un proceso que transcurre a la inversa del curso representado en la figura 131, en la que se muestran las sustancias nutritivas desprendidas de la vacuola digestiva. Como se ve en la figura 135 e en el ejemplo de *Euglena viridis*, aquí el líquido entra y sale de la vacuola pulsátil a través de pequeñas vacuolas secundarias. En las euglenas la vacuola pulsátil vacía su contenido en el sáculo del flagelo, que, como se ve en la figura 139 b y c, está

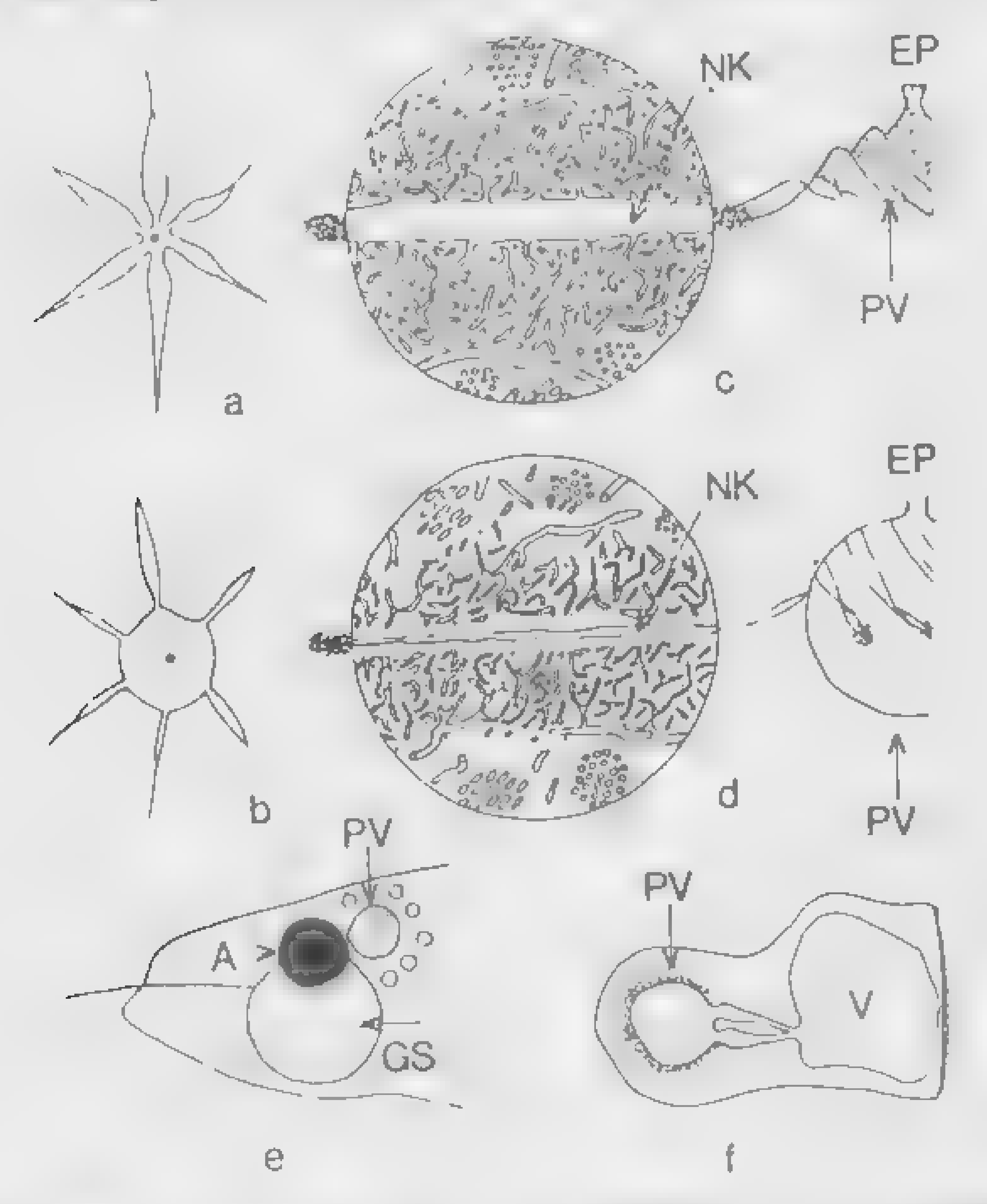


FIG. 135. **Vacuolas pulsátiles.** a-b Imagen obtenida con el microscopio óptico de la vacuola pulsátil de *Paramecium caudatum*. **a** Canales nefrídicos en diásto- le, vacuola (depósito central) en sístole, **b** canales nefrídicos en sístole, vacuola en diástole. c-d *Paramecium aurelia*, imagen obtenida con el microscopio elec- trónico de un canal nefrídico (NK) con parte de la vacuola pulsátil (PV) con mionemas y poro excretor (EP) y ampolla. **c** Canal nefrídico en diástole, en contacto abierto con los túbulos nefrídicos conductores, ampolla en diástole, vacuola pulsátil en sístole, **d** canal nefrídico en sístole, sin contacto con los túbulos nefrídicos, ampolla en sístole, vacuola pulsátil en diástole. **e** *Euglena viridis*, vacuola pulsátil (PV) rodeada de las vacuolas secundarias, A = estig- ma, GS sáculo del flagelo, **f** *Campanella umbellaria*, vacuola pulsátil (PV) con 2 canales excretores que desembocan en el vestíbulo (V).

en conexión con el exterior. Este proceso de llenado diastólico de la vacuola pulsátil a través de vacuolas secundarias se da también en muchas amebas, en las cuales la vacuola, lo mismo que la vacuola digestiva, vacía su contenido directamente en cualquier lugar del exterior.

En los flagelados y ciliados de forma fija la situación de la vacuola pulsátil y del poro excretor está exactamente establecida. En el ciliado peritrico *Campanella umbellaria* el vaciado de la vacuola pulsátil a través de los canales excretores se realiza, en correspondencia con el comportamiento de la vacuola digestiva, por el vestíbulo (figura 135 f). También el número de vacuolas pulsátiles varía en las diferentes especies de protozoos, y el ritmo de las contracciones, o frecuencia de pulsaciones, es específico para cada especie. En *Paramecium caudatum* la fase de diástole dura de 5 a 10 segundos, en el flagelado *Euglena ehrenbergi* y el ciliado *Coleps hirtus* dura exactamente 30 segundos. *Chaos diffluens* necesita unos 5 minutos para la formación de su vacuola, que tiene 50 µm de tamaño, y el suctor marino *Acineria incurvata* necesita de 6 a 12 minutos. Básicamente, la frecuencia de pulsaciones en los protozoos marinos y parásitos es más lenta que en las formas de agua dulce debido a que la diferencia osmótica es menor. Especies como *Actinophrys sol* y *Thecamoeba verrucosa*, que del agua dulce pueden adaptarse al agua de mar, en esta adaptación pierden su vacuola pulsátil. Pero no sólo la salinidad del medio ambiente, sino también otros factores ambientales, la composición del medio y en especial la temperatura influyen en la frecuencia de pulsaciones. En los ciliados hipotricos *Stylonychia pustulata* y *Euplotes charon* la velocidad de las pulsaciones varía de 18 a 61 segundos a +5°C hasta 4 a 23 segundos a +30°C.

Además de las sustancias líquidas que son expulsadas a través de la vacuola pulsátil o directamente a través de la película, y los restos sólidos de alimento que son expulsados por la defecación de la vacuola digestiva, en el metabolismo pueden originarse también desechos que se depositan en el cuerpo celular en forma sólida. Si estos materiales son útiles para endurecer las envolturas, las conchas, los caparazones, los esqueletos o los pedúnculos se denominan **secreciones**, y si no se sabe que sean útiles se denominan **excreciones**. En los paramecios estas excreciones cristalinas consisten principalmente en fosfato de calcio. Están distribuidos por todo el plasma y, observando una preparación fresca no teñida, con luz polarizada, dan un brillo claro debido a su birrefringencia (fig. 136 a). En el ciliado *Stentor coeruleus* las inclusiones de excreción, como pigmento verde azulado, producen la coloración de todo el cuerpo celular. En los parásitos de la malaria, a partir de la hemoglobina de los glóbulos rojos se origina en el plasma del parásito un pigmento de color pardo, quizá hematina. La figura 136 b muestra la estructura granular de esta excreción en los macrogametos de *Plasmodium ber-*

ghei, parásito de pequeños roedores, en la preparación de Giemsa. Esta formación de pigmento se ve más claramente con la microscopia de reflexión (fig. 136 c).
La expulsión de sustancias de excreción puede realizarse en algunos protozoos mediante la formación de vacuolas excretoras y su vaciado en la superficie celular. En los ciliados quizás también es posible una descomposición de las excreciones en las vacuolas pul-

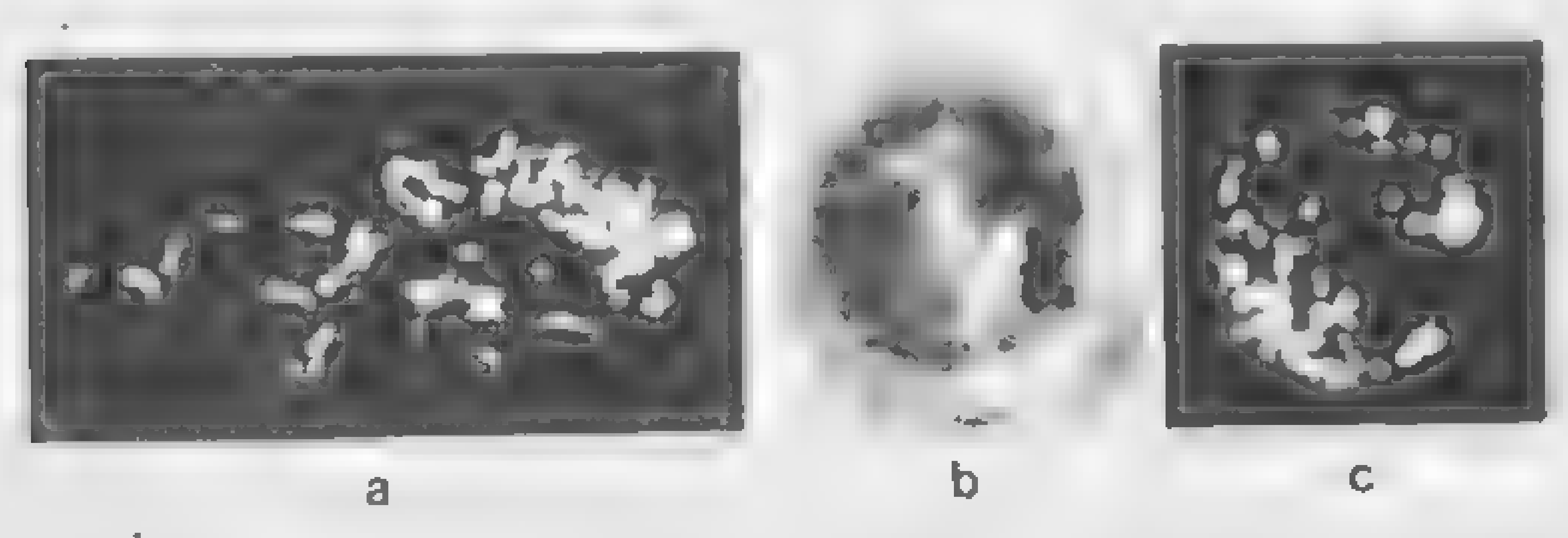


Fig. 136. **Excreciones. a** Excreciones cristalinas de un *Paramecium* no teñido, visto con luz polarizada, **b-c** *Plasmodium berghei*, macrogamonte en un eritrocito, **b** después de la tinción de Giemsa, **c** contenido de pigmento del mismo gamonte en un preparado no teñido y visto con microscopia de reflexión.

sátiles, pero su implicación y su importancia para la excreción no puede todavía enjuiciarse de forma definitiva. En los foraminíferos las excreciones coloreadas, denominadas xantosomas, son expulsadas con las masas fecales condensadas en estercomas (coprolitos) esféricos o elipsoides en el momento de la defecación. Debido a su resistencia, estos estercomas, cuando la cantidad de foraminíferos es muy grande, forman extensos sedimentos.

Extrusomas

Reciben el nombre de extrusomas orgánulos de varias clases que bajo el efecto de un estímulo son disparados por los protozoos. Entre ellos figuran los filamentos polares que ya se describieron al estudiar los cnidosporidios, los cuales se encuentran dentro de las cápsulas polares en los mixosporidios y los actinomixidios (fig. 66 b), pero que en los microsporidios se encuentran en una sencilla vacuola. Son orgánulos de fijación, que, bajo el efecto de los jugos digestivos, quedan libres en el intestino de un nuevo huésped (fig. 69 i). Como orgánulos de defensa actúan los nematocistos, que aparecen en los géneros *Polykrikos* (fig. 6 k) y *Nematodinium*, pertenecientes a los flagelados, y que son interesantes desde el punto de vista filogenético. Se parecen a los nematocistos de los celentéreos, como puede apreciarse en la figura 137 a. Se originan autogenéticamente

por una forma especial de autodivisión. También son orgánulos de defensa los tricocistos que se forman en algunos ciliados holotricos. En los géneros *Frontonia* y *Paramecium* se encuentran acumulados en gran cantidad debajo de la superficie del cuerpo (fig. 77 a, b). Se originan en el interior celular en vesículas del citoplasma y emigran a la película (fig. 137 b) en forma de estructuras bacilares. En los paramecios se fijan en las costillas de la película, mientras que los cilios surgen en el centro de los espacios entre las costillas (figura 137 c). Los tricocistos se disparan a través de agujeros parecidos a ventanas en la estructura de las costillas cuando sobre los ciliados actúan fuertes estímulos mecánicos o químicos, por ejemplo en un ataque por parte de *Didinium nasutum* (fig. 137 d) o bien experimentalmente mediante ácido acético diluido. Mientras que los tricocistos son disparados por completo en algunos holotricos (paramecios), en otros *(Frontonia, Lionotus)* quedan adheridos a la película por su extremo. La figura 138 a muestra la imagen obtenida en el microscopio electrónico de un tricocisto de *Paramecium caudatum* situado debajo de la película. El tricocisto maduro consiste en un grueso eje sobre el cual encaja una punta rodeada por una calota.

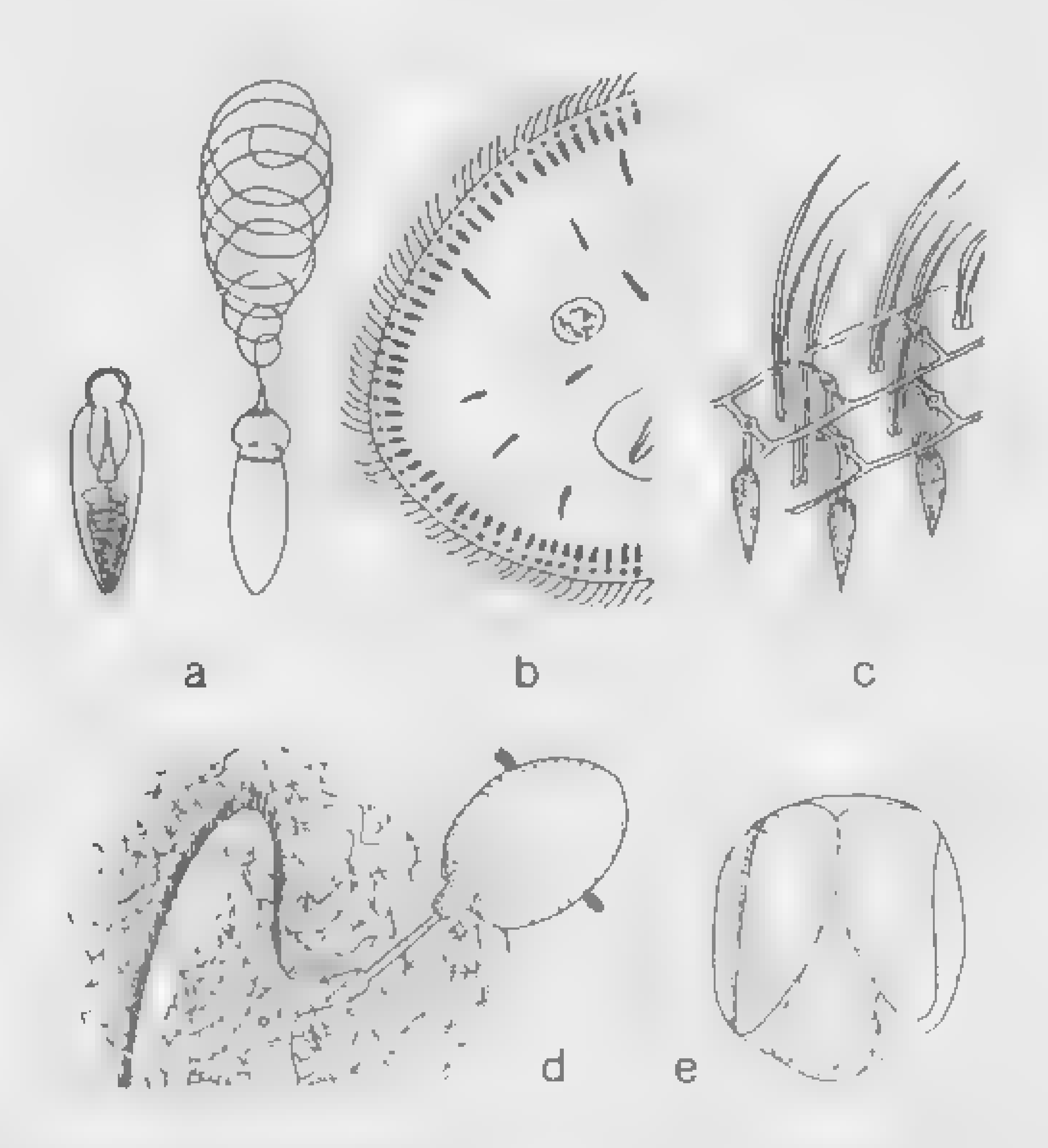


Fig. 137. **Extrusomas. a** Cápsula polar (nematocisto) de *Polykrikos sp.* (dinoflagelado) con filamento enrollado y estilete, **b** corte de *Frontonia leucas* con tricocistos subpeliculares, en el interior vesículas y jóvenes tricocistos que se forman en ellas, **c** *Paramecium nephridiatum* con tricocistos en las costillas transversales de la película y 2 cilios en el centro de los espacios, **d** vista parcial de *Paramecium* con tricocistos descargados tras el ataque de *Didinium nasutum*. *D. nasutum* con el tubo del cono oral hacia fuera. **e** Eyectisoma de *Chilomonas paramecium* (criptomonadino) antes de la descarga.

Después de la descarga el aspecto de la punta permanece inalterado, mientras que el eje, que se ha alargado unas diez veces, está bandeado horizontalmente con una periodicidad de 550 Å (fig. 138 b). Este eje, seguramente formado por proteínas fibrosas, tiene también inclusiones de sales, de forma que los tricocistos son también responsables de una cierta función osmorreguladora; el hecho de que los tricocistos sean también descargados cuando no hay un motivo reconocible parece apoyar esta opinión. Los tricocistos no se presentan sólo en los ciliados, sino también en los flagelados, concretamente en algunos dinoflagelados.



FIG. 138. Micrografía electrónica de los tricocistos de *Paramecium*. **a** Tricocisto subpelicular de *P. caudatum* con eje y punta sobrepuesta cubierta por una calota, aumento 13 400 ×. **b** Tricocistos descargados, las puntas libres inalteradas, los ejes alargados con estrías transversales.

En los depredadores holotricos, los gimnostomados, como arma de ataque se utilizan los extrusomas. Cuando éstos se descargan, penetra en la presa un veneno que la paraliza y le produce la muerte. Estos extrusomas, denominados toxicistos, que, lo mismo que los tricocistos, se forman en vesículas del citoplasma, se establecen en la zona del citostoma. Son cápsulas tubuliformes, a menudo ligeramente curvadas, de las que sale disparado un filamento, igual que ocurre en las cápsulas polares (fig. 137 a), ya sea en forma de telescopio

o en forma de evaginación digitiforme. El veneno penetra en la presa a través de este filamento. En *Didinium nasutum* los toxicistos rodean a los pexicistos, que tienen la misión de sujetar a la presa. Los paramecios atacados reaccionan descargando los tricocistos, y los didinios esquivan el peligro sacando afuera el tubo del cono oral (figura 137 d). Sólo después de que los toxicistos han llevado a cabo su acción paralizante tiene lugar la fagocitosis de la presa por la abertura bucal dilatada de *Didinium nasutum* (fig. 128).

Los extrusomas establecidos en la película del vestíbulo de los criptomonadinos, que también producen la descarga explosiva de un filamento, se denominan eyectisomas. Estas estructuras cilíndricas, que al principio están formadas por dos partes juntas, son relativamente cortas, tienen una envoltura cónica y están rodeadas por una membrana. Los cilindros se forman por el apretado enrollamiento del filamento que luego se descarga (figs. 137 e, 108 E). En algunos ciliados existen extrusomas subpeliculares con un contenido mucoso, los mucocistos. También en este caso la descarga es una reacción a estímulos externos. Tales mucocistos han sido comprobados por ejemplo en los géneros *Colpidium* y *Tetrahymena* (figs. 77 c, 78 d). El mucus expulsado forma una envoltura protectora alrededor del ciliado.

Orgánulos sensoriales y reacciones a los estímulos

El citoplasma de los protozoos puede reaccionar a las influencias del mundo exterior con cambios de comportamiento. Es sensible a los estímulos. Para ello es condición previa que exista un valor liminal suficiente del efecto del estímulo. El modo de reaccionar es variable. Puede consistir, por ejemplo, en la toma de alimento, en la iniciación de procesos sexuales o en cambios de forma tales como contracciones, y, en muchos casos, en movimientos de respuesta a dichos estímulos. Estos movimientos se denominan **taxis.** Si el movimiento desencadenado se dirige hacia el estímulo, se trata de una taxis positiva, si se aparta de él es negativa. Si hay un agrupamiento concreto, cerca o lejos del estímulo, se denomina topotaxis, y si sólo se trata de un movimiento de huida se denomina fobotaxis. Según el tipo de estímulo que provoca la reacción, los movimientos de respuesta se denominan: termotaxis, los producidos por la temperatura; quimiotaxis, los producidos por estímulos químicos; fototaxis, los producidos por estímulos lumínicos; galvanotaxis, los producidos por la corriente eléctrica o la tensión; barotaxis, los producidos por estímulos de presión en general, y, entre ellos, tigmotaxis los producidos por el contacto, reotaxis los producidos por una corriente de agua, y geotaxis los producidos por reacciones a la fuerza de atracción de la Tierra.

La capacidad de reacción de las amebas, de estructura muy simple,

demuestra que la sensibilidad del plasma a los estímulos es también posible sin la presencia de estructuras plasmáticas especiales. En los protozoos el estímulo puede ser percibido por todo el cuerpo celular o bien pueden haber partes del cuerpo especialmente sensibles. Con la fragmentación de paramecios vivos puede comprobarse que los fragmentos aislados continúan siendo sensibles al contacto, es decir, continúan reaccionando tigmotácticamente. Si el corte se hace muy cerca de la boca celular, la parte posterior del cuerpo es capaz de quimiotaxis y de tigmotaxis, pero no de termotaxis. Ello significa que la sensibilidad a la temperatura está localizada en la parte anterior del cuerpo. Con un corte a través de la boca celular se pierde también la quimiotaxis. Si la localización de estímulos va ligada a diferenciaciones celulares especiales, éstas se designan con el nombre de orgánulos sensoriales (de los sentidos). En las formas ameboides flageladas, los rizomastiginos, los flagelos no funcionan como orgánulos de movimiento, sino como orgánulos táctiles. Se atribuye también una función táctil a los flagelos de otros flagelados. Los cilios de los ciliados son también sensibles a la presión y a la corriente, en especial los cilios aislados, largos y rígidos, como son, por ejemplo, los cilios de la parte dorsal de los hipotricos o los del mechón caudal de *Paramecium caudatum*. Sirven para la estabilización del movimiento. El paramecio, lo mismo que muchos otros ciliados, reacciona con reotaxis positiva, es decir, nada contra la corriente. También son sensibles reotácticamente los gubernáculos de algunos flagelados. Pero no sólo los estímulos mecánicos pueden ser percibidos por ciertos cilios, sino también los estímulos químicos. En la toma de alimento de los entodiniomorfos se observa que primero son atraídos por la corriente de agua gránulos de carbono y carmín, así como gránulos de almidón de arroz a través de las membranelas. Pero pronto toman sólo el almidón de arroz. El polvo de creta no lo toman nunca. Muchas veces sucede incluso que los cilios se encogen súbitamente.

Entre los protozoos la fototaxis positiva se da especialmente en los fitoflagelados coloreados, para cuyo metabolismo la luz es de importancia vital. Por ello algunos de ellos forman orgánulos sensoriales específicos para los estímulos lumínicos: los estigmas o manchas oculares. En algunos dinoflagelados marinos se forman manchas oculares altamente desarrolladas. Cuerpos hialinos estratificados y, vistos al microscopio óptico, homogéneos (pero que vistos con el microscopio electrónico presentan diferenciaciones especiales), constituyen un sistema de lentes y producen con ello una intensificación del efecto de la luz sobre un pigmento que es sensible a ella y la absorbe (fig. 139 a). En este proceso la energía lumínica se transforma en energía química. En casos sencillos, por ejemplo en las euglenas, una mancha ocular coloreada, un estigma, sirve sólo para originar una sombra en el campo del plasma fotosensible, con lo cual es posible la percepción de la dirección de la incidencia de la luz

(figura 139 b). En la figura 139 a hay una mancha roja en situación anterior a la zona pigmentaria fotosensible. A menudo los estigmas son diferenciaciones de los cloroplastos, pero en los euglenoidinos están situados lateralmente en el fondo del sáculo del flagelo. En las especies de euglenoidinos que no poseen plastos, como en muchos *Astasia*, puede no darse la formación de estigmas (fig. 139 c). Mien-

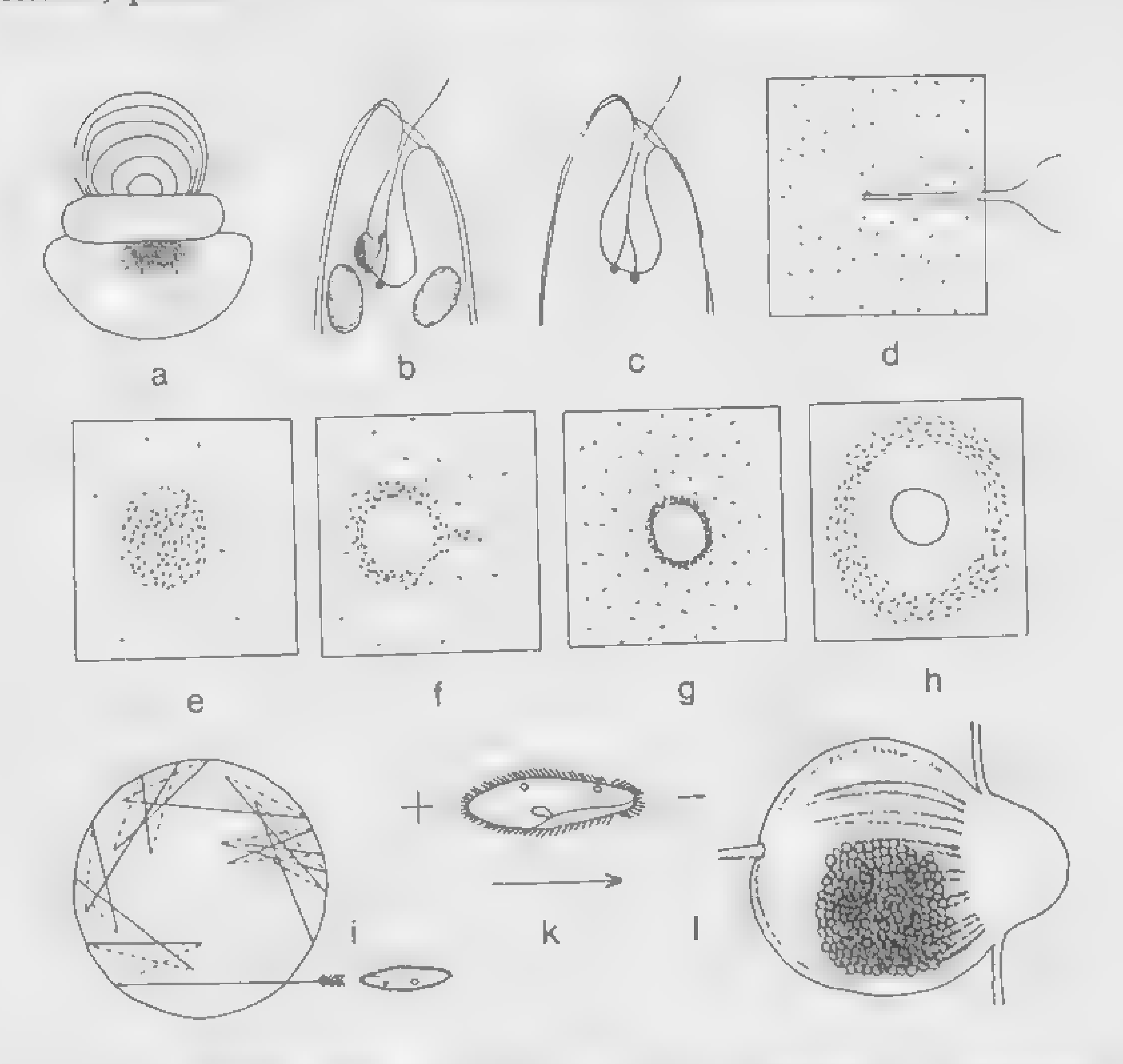


FIG. 139. **Orgánulos sensoriales y reacciones a los estímulos. a** Formación del ojo en el dinoflagelado *Erythropsis richardi*. Abajo copa pigmentaria con mancha roja (zona oscura), encima cuerpo interno homogéneo y cuerpo hialino estratificado, externo = formación de lentes. **b** *Euglena sp.* con cromatóforos, con estigma debajo a la izquierda en el sáculo del flagelo. **c** *Astasia sp.*, euglenoide sin cromatóforos y sin mancha ocular. **d-h** Efecto de impulsos químicos sobre cultivos de *Paramecium aurelia*, **d** reacción de huida producida por la inyección de un fluido con quimiotaxis negativa, **e** agrupación en una gota con quimiotaxis positiva, **f** como en **e** pero con una concentración excesivamente elevada: agrupación en la zona de difusión óptima, **g** agrupación alrededor de una ampollita de ácido carbónico quimiotácticamente positiva, **h** la misma preparación que en g después de la difusión, **i** movimientos de natación de un paramecio dentro de una gota con quimiotaxis positiva: efecto de gravitación, **k** galvanotaxis en *Paramecium*, que se mueve en dirección hacia el cátodo, **l** estatocisto del ciliado holotrico parásito **Blepharoprosthium**, a la derecha con formación de un casquete pelicular, en el interior con una acumulación de gránulos y a la izquierda con una fibrilla centrípeta que sale.

tras que los flagelados autótrofos tienen reacción fototáctica positiva, los rizópodos y ciliados, que son heterótrofos, tienen fototaxis negativa, siempre que no contengan simbiontes autótrofos (las zooclorelas), como es el caso de *Paramecium bursaria*.
La **quimiotaxis** tiene una gran importancia. Los ácidos grasos diluidos producen un efecto altamente positivo sobre algunos flagelados *(Euglena, Astasia)*, por ejemplo, el ácido butírico en relación $1:10^6$. Para la quimiotaxis de los paramecios ha demostrado ser importante el valor pH, para *P. caudatum* con un óptimo de pH 5,4-6,4. Si en una suspensión uniforme de paramecios vivos se inyecta una gota con quimiotaxis negativa, los paramecios huyen inmediatamente de este lugar (fig. 139 d). En cambio, si la gota es quimiotácticamente positiva los paramecios se agrupan en dicho lugar (e). Sin embargo, si la concentración es demasiado elevada, la misma solución tiene un efecto quimiotácticamente negativo, de forma que los paramecios se agrupan en la zona de difusión óptima (f). Asimismo, una ampollita de ácido carbónico produce un efecto quimiotácticamente positivo (g). Con una difusión creciente, se busca también la zona de difusión óptima (h). Si los paramecios se encuentran dentro de una gota quimiotácticamente positiva, como en la figura 139 e, se produce un efecto de gravitación. En el límite externo de la gota tiene lugar un movimiento fobotáctico de huida, que sólo tiende a apartarse pero sin dirección determinada, seguido de un movimiento de retorno; este movimiento de apartamiento y acercamiento se repite varias veces (fig. 139 i). La quimiotaxis tiene una gran importancia para la elección del alimento, para el encuentro con una pareja, y, en la parasitología, en forma de organotropía. Como ejemplo citaremos a los esporozoitos de la malaria, los cuales, cuando los oocistos han reventado, se dispersan por todo el cuerpo del mosquito con la hemolinfa y, finalmente, por el efecto de gravitación, se agrupan en las glándulas salivales. Después de la transmisión a la sangre del vertebrado huésped, los agentes de la malaria humana se localizan en las células parenquimáticas del hígado. Luego, los merozoitos pasan por organotropía a los eritrocitos. Con ello, la quimiotaxis es diferente en los diferentes estadios de desarrollo del mismo parásito.

También la **termotaxis** transcurre casi siempre como una fobotaxis, como en el ciliado hipotrico *Oxytricha*. Aquí se dan asimismo zonas óptimas específicas de la especie, que por ejemplo en *Paramecium* se encuentran entre 24 y 28°C. También a los estímulos eléctricos reaccionan los protozoos específicamente. *Trachelomonas*, las amebas y muchos ciliados, se mueven por lo general en dirección hacia el cátodo (fig. 139 k). *Spirostomum* se sitúa transversalmente a la corriente, *Polytoma, Chilomonas* y *Opalina* emigran hacia el ánodo. Pero con ello, como en muchos estímulos, la intensidad del estímulo tiene un papel importante. Mientras que *Paramecium* en una corriente débil emigra hacia el cátodo, en una corriente más

fuerte tiene lugar un retorno hacia el ánodo debido a la activación de los cilios del extremo posterior que baten en sentido contrario.

Geotaxis. Para la percepción de la fuerza de atracción de la Tierra algunos ciliados poseen estatocistos especiales (fig. 139 l), ampollitas en las cuales hay incluidos unos gránulos que ejercen una presión sobre la parte inferior. Aquí hay que mencionar también las vacuolas excretoras del género *Remanella* (fig. 74 f) y *Loxodes* (figura 75 f), denominadas «corpúsculos de Müller». En los demás protozoos las inclusiones de las vacuolas excretoras y digestivas normales, distribuidas en el citoplasma, asumen la percepción geotáctica. La mayoría de los ciliados reaccionan con geotaxis negativa. Así, *Paramecium* sube a la superficie. No obstante, en los paramecios, después de la fagocitosis de fino polvo de hierro, se puede cambiar, en el campo magnético, el efecto de la presión en las vacuolas digestivas, con lo cual se produce un movimiento contrario a la fuerza de atracción del imán.
Este ejemplo de geotaxis en los ciliados habla también a favor de una conducción del estímulo a través del citoplasma desde los lugares de percepción, las vacuolas, a los orgánulos que responden al estímulo, los cilios, sin que existan orgánulos especiales de conducción del estímulo. Si se seccionan paramecios por la mitad con un hilo de cristal, el batido de los cilios de la parte anterior no concuerda con el de los cilios de la parte posterior desde el momento en que la columna de plasma queda seccionada. Por otra parte, una sección de la superficie produce también una interrupción del batido de cilios coordinado, de lo cual puede deducirse que existe una coordinación del batido de los cilios debida a un sistema fibrilar subpelicular.

Morfología funcional

De la observación de los diferentes orgánulos celulares se concluye que las funciones de una célula protozoaria siempre están ligadas a determinados elementos estructurales y a determinadas formas. No obstante, éstas no son siempre estables, sino que pueden variar en una secuencia periódica. Sólo las zoósporas de los suctores tienen cilios, a fin de buscar un nuevo espacio vital; los estadios adultos, carentes de cilios, desarrollan un pedúnculo para fijarse en ese espacio vital, y desarrollan tentáculos para poder capturar e ingerir la presa. Cada estadio de desarrollo posee su morfología y función propias, adecuadas a las necesidades de cada uno. Este cambio se observa claramente, incluso con el microscopio óptico, en los protozoos con un ciclo bien determinado, como por ejemplo en el ciclo de la malaria en la formación de esporozoitos delgados y móviles que tienen la misión de penetrar en nuevas células huésped, en con-

traposición a los esquizontes y gamontes (figs. 60, 140) que les siguen, mucho mayores en tamaño y de forma redondeada. En este ejemplo también son correspondientes las diferencias morfológicas y funcionales entre los microgametos móviles y los macrogametos, mayores y ricos en sustancias nutritivas. Este cambio de forma dependiente de la función es reconocible no sólo en las estructuras observadas con el microscopio óptico, sino también en las más finas que se han podido observar con el microscopio electrónico.

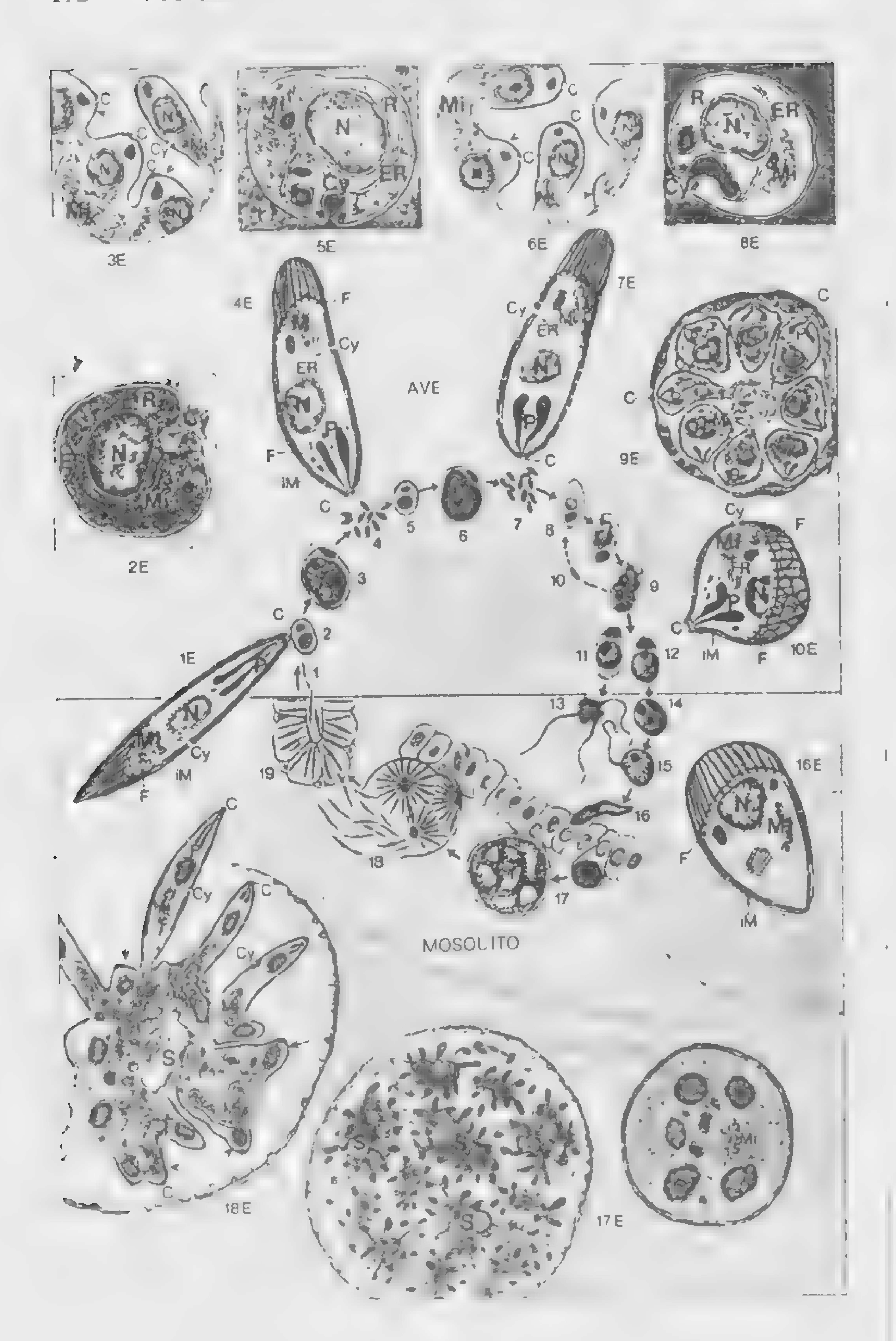
Los numerosos sistemas de membranas que se observan en una célula protozoaria no son estructuras estáticas. Más bien están sometidas a continuos cambios. Su estado depende del acontecer fisiológico del organismo y puede ser influido por factores externos. En la ameba *Pelomyxa illinoisensis*, durante la mitosis se producen cambios profundos en los túbulos de los mitocondrios. En el ciliado *Tetrahymena pyriformis* se conocen diferencias en la estructura, en la situación y en el número de mitocondrios, en relación con la edad, y los mitocondrios se hinchan cuando *Plasmodium fallax* se somete a la acción de 8-aminoquinolinas. Pero las membranas no sólo son capaces de cambios estructurales, sino que además pueden, como es típico para el aparato de Golgi, formar vesículas por constricción, y pueden experimentar una regresión completa o bien pueden ser formadas de nuevo por elementos estructurales del plasma fundamental. La dinámica de estos procesos se denomina por ello, de manera bien significativa, «flujo de membrana». En los protozoos, y en dependencia de la función, pueden originarse muy rápidamente las estructuras necesarias. En el paso del estadio ameboide al estadio flagelado, los flagelos de *Naegleria gruberi* crecen a un ritmo de 0,5 µm/min.

En los protozoos con desarrollo cíclico existe también una transformación regular de las estructuras que se aprecian con el microscopio electrónico. El ciclo de desarrollo de los plasmodios está caracterizado por un cambio de huésped entre insectos y diversos vertebrados. Los estadios se desarrollan intracelularmente en diversos tejidos. Las investigaciones realizadas con el microscopio electrónico sobre los esporozoitos, y los merozoitos de la fase exoeritrocítica y eritrocítica han demostrado que se forman estructuras para funciones determinadas, que desaparecen inmediatamente cuando ya no son necesarias. En este aspecto, la microscopia electrónica ha contribuido de forma fundamental a la comprensión de la morfología funcional.

Los esporozoitos y los merozoitos son estadios que necesitan penetrar en las células para poder realizar su ulterior desarrollo. Antes de la penetración, estos estadios de desarrollo adquieren orgánulos y estructuras especiales en la zona celular anterior. Deben citarse unas estructuras apicales, comparables al conoide de los demás esporozoos, provistas de anillos concéntricos; un orgánulo par (paired organelle); una membrana celular interna adicional, y fibri-

llas subpeliculares, estructuras todas ellas pertenecientes al complejo apical (véase pág. 36). Puesto que estas estructuras desaparecen tan pronto como se ha llevado a cabo la penetración en las células, actualmente se cree que son necesarias para atravesar la membrana celular del huésped. Aquí parece que las estructuras apicales son las responsables de la penetración, en colaboración con el orgánulo par. La membrana celular interna sirve para reforzar la célula del parásito, y las fibrillas son responsables de la motilidad (fig. 140 1E, 4E, 7E, 10E). El citostoma, ya existente en estos estadios, es pequeño y probablemente todavía no es funcional. En seguida después de la penetración en una nueva célula huésped, las estructuras apicales (el orgánulo par, la membrana celular interna y las fibrillas) experimentan una regresión completa (fig. 140 2E, 5E, 8E). El citostoma se ensancha y empieza la toma de alimento. La estructura del núcleo celular es modificada, y, con las divisiones nucleares, se produce un aumento de los mitocondrios, una multiplicación de los ribosomas y un aumento del retículo endoplasmático. Estos cambios se entienden como signo de una síntesis proteínica más activa.

En la figura 140 8E se representa un joven trofozoito. En el transcurso de las divisiones nucleares se vuelven a formar las estructuras que habían desaparecido. Como primeros signos de una nueva formación de estos orgánulos hay que notar un engrosamiento de la membrana celular como esbozo inicial de la membrana interna, así como los precursores del orgánulo par. Antes de abandonar la célula, todos los merozoitos están provistos nuevamente con los orgánulos necesarios para la penetración (fig. 140 9E). El oocineto está rodeado por una membrana celular externa y otra interna, y están presentes fibrillas subpeliculares. El oocineto (fig. 140 16, 16E) penetra en la pared del estómago del mosquito. Más adelante se sitúa intracelularmente. El oocisto está unido a la lámina basal de la capa epitelial y está rodeado por una membrana de tres capas. El citoplasma, además del núcleo celular contiene mitocondrios, muchos ribosomas e inclusiones pigmentarias en vacuolas. El citoplasma del oocisto, que de momento es plurinuclear, luego se subdivide y en los esporoblastos se originan los esporozoitos. La formación de los esporozoitos se inicia con un engrosamiento de la membrana del esporoblasto; los núcleos se encuentran muy cerca de esta zona. Se forman las estructuras apicales, el orgánulo par, la membrana celular interna y las fibrillas subpeliculares, y cada esporozoito contiene además mitocondrios (fig. 140 18E, 1E). Así equipado, el esporozoito está capacitado para, después de la transmisión, penetrar en las células del retículo endotelial. La formación de los orgánulos necesario para la penetración transcurre de la misma manera para los esporozoitos y los merozoitos exoeritrocíticos e intraeritrocíticos. Este proceso se inicia en lugares fijos mediante un engrosamiento de la membrana celular. Qué mecanismos



inducen la formación o la regresión de estas estructuras y cómo transcurre la correlación de los procesos, se desconoce por completo. La figura 140 pone de manifiesto que los diferentes estadios de desarrollo de un protozoo, que ejercen diferentes funciones, adquieren siempre las estructuras especiales para dicho estadio. No obstante, las investigaciones comparativas demuestran que para la misma función no siempre es necesaria la misma y única estructura. Esto se demuestra, por ejemplo, en los gamontes de los coccidios en el género *Eimeria* (véase fig. 56 l, n). Estos estadios que viven intracelularmente, toman su alimento de la célula huésped y le dan productos del metabolismo. Para esta función de intercambio de substancias es de gran importancia la constitución de la superficie delimitante entre el parásito y su célula huésped. La figura 141 muestra cuán diferentes pueden ser para esta función las estructuras de esta superficie delimitante, dentro del mismo género, observadas con el microscopio electrónico. En la figura 141 a se ve un fragmento de un microgamonte de *Eimeria bovis*, en el que la doble membrana celular del parásito está aplicada directamente a la membrana interna del huésped. Las evaginaciones del parásito en los lugares en que en la célula huésped no hay ningún mitocondrio producen un engrosamiento de la superficie. En la figura 141 b el gamonte de *Eimeria stiedae* se halla en una gran vacuola de la célula huésped, que se ha formado por el ataque del parásito. Los microporos de la membrana del parásito promueven, evidentemente, el intercambio de substancias. En el gamonte de *Eimeria auburnensis* se pone de manifiesto morfológicamente que de la célula huésped salen substancias que van a la vacuola parasitótrofa, que luego se desprenden por constricción en forma de pequeñas vesículas y emigran a la vacuola, disolviéndose. Este proceso recuerda a las pequeñas vacuolas transportadoras que llevan substancias de las vacuolas digestivas al citoplasma (figs. 129 h, 131 CNV). Es una

FIG. 140. **Ciclo de desarrollo simplificado de un plasmodio de las aves** (compárese la fig. 60, ciclo de *Plasmodium vivax*). 1-19: representación según el microscopio óptico, 1E-18E: representación según el microscopio electrónico. 1,1E = Esporozoitos que, después de 30 minutos de la picadura del mosquito, penetran en las células del sistema reticuloendotelial del ave (2,2E), donde tiene lugar el ciclo preeritrocítico (2-7): 3,3E = esquizogonia con formación de merozoitos (criptozoitos 4,4E). Repetidas esquizogonias (5,5E, 6,6E) con formación de otros merozoitos (metacriptozoitos 7,7E). 8-12 = fase de desarrollo eritrocítica: 9,9E = esquizogonia. 10,10E = merozoito, 11 = microgamonte (microgametocito), 12 = macrogamonte (macrogametocito). 13-15 = Gametogamia: 13 = formación de los microgametos (flagelos), 15 = copulación, 16,16E = oocineto (zigoto). 17,17E, 18,18E = desarrollo del oocisto en la pared intestinal del mosquito: formación de los esporozoitos, que tras romperse el oocisto (18) emigran hacia la glándula salival a través del celoma y de la hemolinfa. C = estructura semejante a un conoide, Cy = citostoma, **ER** = retículo endoplasmático, **F** = fibrillas subpeliculares, **iM** = membrana celular interna, **Mi** = mitocondrios, **N** = núcleo celular, *P* = orgánulo par, **R** = ribosomas, **S** = esporoblasto, = engrosamiento inicial de la membrana celular.

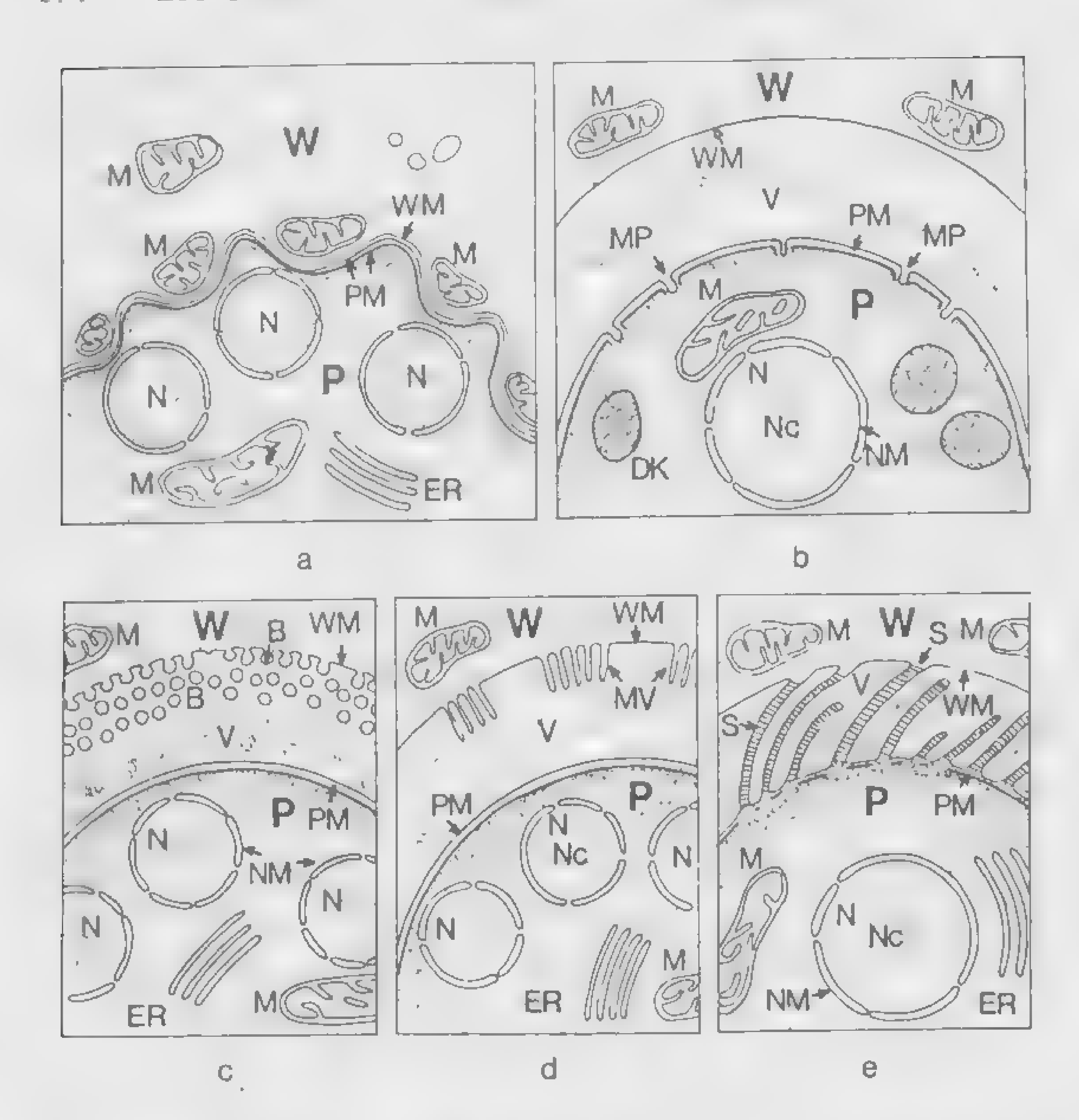


Fig. 141. Estructuras de la superficie delimitante entre algunos gamontes de *Eimeria* (coccidios) y su célula huésped, vistas con el microscopio electrónico. **a** Microgamonte plurinuclear de *Eimeria bovis* en el epitelio del intestino grueso y del ciego del ganado. Íntimo contacto entre la membrana del parásito (PM) y la membrana interna de la célula huésped (WM). **b** Macrogamonte (mononuclear) de *Eimeria stiedae* en el epitelio de los conductos biliares del conejo, con un amplio espacio entre la membrana del parásito y la del huésped debido a la formación de una vacuola parasitótrofa (V). Membrana del parásito con microporos (MP). **c** Microgamonte de *Eimeria auburnensis* en las células del tejido conjuntivo del intestino delgado del ganado, con penetración de numerosas pequeñas vesículas o vacuolas (B) desde la membrana del huésped a la vacuola parasitótrofa (V). **d** Microgamonte de *Eimeria sp.* en el epitelio del intestino grueso y del ciego de *Dipodomys ordi*, con microvellosidades (MV) de la membrana del huésped. **e** Macrogamonte de *Eimeria perforans* en el epitelio del intestino delgado del conejo, con canales tubuliformes (S) que conectan al parásito con la célula huésped a través de la vacuola parasitótrofa. B = vesícula que sale de la membrana del huésped (vacuolas de transporte), DK = cuerpos oscuros, ER = retículo endoplasmático, M = mitocondrio, MP = microporo de la membrana del parásito, MV = microvellosidades de la membrana del

especie de *Eimeria* el engrosamiento de la membrana del huésped se produce por la formación de numerosos tubos papiliformes, las microvellosidades (fig. 141 d), mientras que en *Eimeria perforans* (figura 141 e) unas estructuras tubulares enlazan la vacuola parasitótrofa directamente con la membrana del huésped. Estos pocos ejemplos dan una idea de la diversidad de las soluciones morfológicas de un solo problema funcional, también en el terreno de la ultraestructura.

Sexualidad y herencia

La propiedad fundamental de todos los seres vivos es su capacidad de multiplicarse y conservar al mismo tiempo la constitución específica de la especie. Esta capacidad proviene de la posibilidad de réplica de las moléculas de DNA, que, debido a que contienen el código para todas las características de la célula, son los portadores de la herencia: los genes. Puesto que la morfología y las funciones de la célula son inducidas por el núcleo, la división nuclear adquiere una significación especial en la multiplicación de la célula. Mientras que en los metazoos superiores la sexualidad y la multiplicación están en directa dependencia e íntimamente ligadas, en los protozoos se demuestra que la multiplicación replicativa, como propiedad fundamental de la vida, en modo alguno debe ser inducida por procesos sexuales. Numerosos protozoos se multiplican exclusivamente mediante divisiones asexuales, por agamogonia, con lo cual ellos continúan viviendo en las células hijas que se desarrollan. En este sentido la célula protozoaria es inmortal.

Cuando existe sexualidad, ésta, a pesar de que se manifiesta de formas diversas, se caracteriza siempre por la cariogamia, es decir, por la fusión de dos núcleos haploides. Se denominan núcleos gaméticos. En la copulación el núcleo gamético haploide forma normalmente un gameto con su propio citoplasma. La fusión de dos gametos da el zigoto. Sólo en pocos casos falta la formación de gametos. En el polimastigino *Notila proteus* (fig. 142) y en la ameba *Sappinia diploidea* (fig. 44) los núcleos gaméticos se fusionan en un citoplasma conjunto ya existente. Tampoco en la conjugación de los ciliados (fig. 98, 99) se forman gametos libres, sino sólo núcleos gaméticos, también llamados prenúcleos. Aquí, no obstante, en cada conjugante se originan dos núcleos gaméticos, de los cuales uno, como núcleo migratorio, es intercambiado con el otro miembro de la

huésped, N = núcleo, Nc = nucléolo, NM = membrana nuclear con poros, P = parásito, PM = membrana doble del parásito, S = conexión tubuliforme entre el parásito y la célula huésped (sección longitudinal y transversal). V = vacuola parasitótrofa, W = célula huésped, WM = membrana celular del huésped que rodea al parásito.



FIG. 142. *Notila proteus* (polimastigino). Copulación sin gametos libres. **a** Flagelado diploide normal con axostilo y 4 flagelos, **b** fusión de 2 gamontes diploides, **c** meiosis de los dos núcleos, ahora el núcleo masculino se mueve libremente, **d** los dos núcleos gaméticos masculinos y haploides emigran hacia los núcleos gaméticos femeninos, **e** formación de los núcleos zigóticos por fusión de los núcleos gaméticos. Los dos axostilos se han formado de nuevo tras la fusión del axostilo viejo. Seguidamente se forman por división celular dos animales hijos normales.

pareja en conjugación y lleva a cabo la formación del sincarion con el núcleo estacionario. En todos estos casos la iniciación del proceso sexual parte de dos células diferentes, y por ello estos procesos reciben el nombre de **anfimixis.** Aquí es necesario que se encuentren los miembros de la pareja. La afinidad que sienten uno por otro se origina por substancias especiales de efecto sexual, las **gamonas.** La figura 143 b muestra el efecto de tales gamonas en el ejemplo del flagelado *Chlamydomonas eugametos.* Los gametos masculinos se aglutinan tras la adición de un filtrado de los gametos femeninos. Los carotenoides fueron reconocidos como gamonas. Puesto que los ciliados son hermafroditas, en ellos no es posible la distinción entre una ginogamona femenina y una androgamona masculina. En cambio, en los ciliados se han observado tipos de conjugación. Los descendientes de un ciliado, o sea, los ciliados de un clon, no experimentan ninguna reacción sexual entre ellos. Esta reacción sólo es posible con otras razas apropiadas de la misma especie. Si se mezclan dos tipos de conjugación apropiados, se produce muy rápidamente una aglutinación de la que seguidamente surgen las parejas de conjugación (fig. 143 c-e). No obstante, esta regla no es válida para todos los ciliados. Por ejemplo, en el género espirotrico *Blepharisma* (véase fig. 82 i) la conjugación es intraclonal. Mientras que las gamonas de los flagelados pueden ser expulsadas al medio de cultivo, las substancias sexualmente activas de los ciliados permanecen ligadas celularmente. Son inducidas en el citoplasma desde el macronúcleo.

Las substancias sexualmente activas pueden no formarse hasta los gametos o pueden estar ya formadas y ser ya eficaces en las células madres de los gametos, los gamontes. En el primer caso sólo los

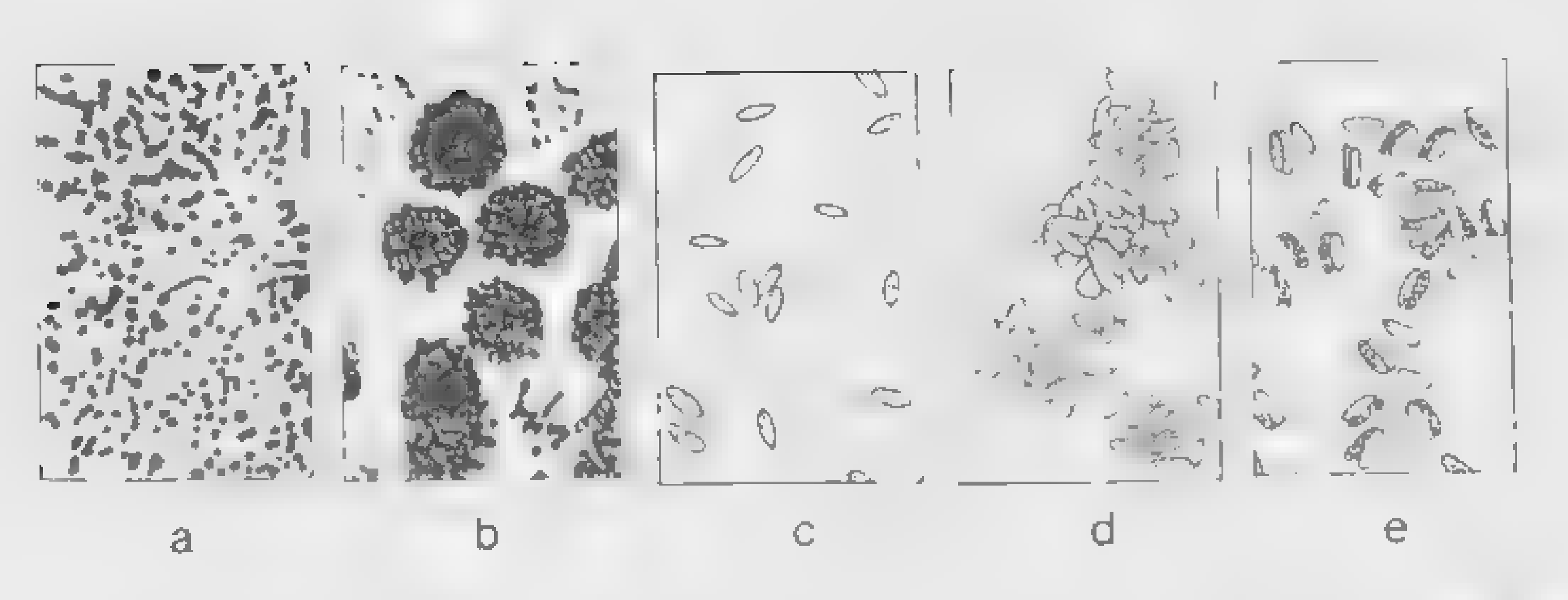


FIG. 143. **Efecto de las gamonas. a-b** *Chlamydomonas eugametos* (flagelado fitomonadino), **a** gametos masculinos regularmente distribuidos, **b** los mismos gametos tras adición del filtrado de gametos femeninos: isoaglutinación, **c-e** *Paramecium bursaria* (ciliado holotrico), **c** distribución regular dentro de un tipo de apareamiento, **d** aglutinación 7 minutos después de mezclarlo con otro tipo de apareamiento, **e** como **d** pero después de 24 horas, con numerosas parejas de conjugación.

gametos se encuentran (figs. 24, 25, 44, 53, 56, 58, 59, 60, 62, 67, 97). En la gamontogamia, en la que ya las células madres de los gametos se buscan (sicigia), en los gametos por ellas originados continúa la afinidad recíproca, como en la gametogamia (figs. 45 g, 46, 47, 48 n, 49 e, 51, 54, 55, 98, 99, 100). El comportamiento de los foraminíferos (figs. 44, 45) demuestra que la gametogamia y la gamontogamia pueden presentarse en especies estrechamente emparentadas. En los euciliados sólo es posible la gamontogamia; en ella secundariamente, mediante la conjugación total (fig. 100), parece que exista una gametogamia, para la cual, sin embargo, los dos miembros de la pareja sólo podían contener un núcleo gamético.

Mientras que la copulación en su forma de oogamia corresponde al proceso sexual de los metazoos superiores, la conjugación demuestra que en los protozoos existe una gran diversidad de posibilidades sexuales. También lo demuestra la *autogamia,* que tiene lugar dentro de una sola célula, sin participación de otro miembro, y que, como **automixis,** se opone a la anfimixis. En los heliozoos *Actinosphaerium eichhorni* y *Actinophrys sol* se originan dentro de una envoltura gelatinosa dos células hijas que, como gametos, copulan de nuevo entre sí (fig. 44 f-i), y en el foraminífero *Rotalliella heterocaryotica* copulan varios gametos del mismo individuo (fig. 45 r, s). También en algunos ciliados, por ejemplo en *Paramecium bursaria, P. aurelia, Euplotes patella, E. minuta, Tetrahymena rostrata* y otros se ha observado la autogamia; en ella los procesos nucleares transcurren como en la conjugación (fig. 144). Los núcleos haploides formados en la meiosis se distribuyen en dos células hijas. Por la mitosis siguiente de estos núcleos se originan de nuevo en los animales hijos 2 núcleos gaméticos que se fusionan en un sincarion diploide del que, como en la conjugación, se desarrolla el nuevo aparato nu-

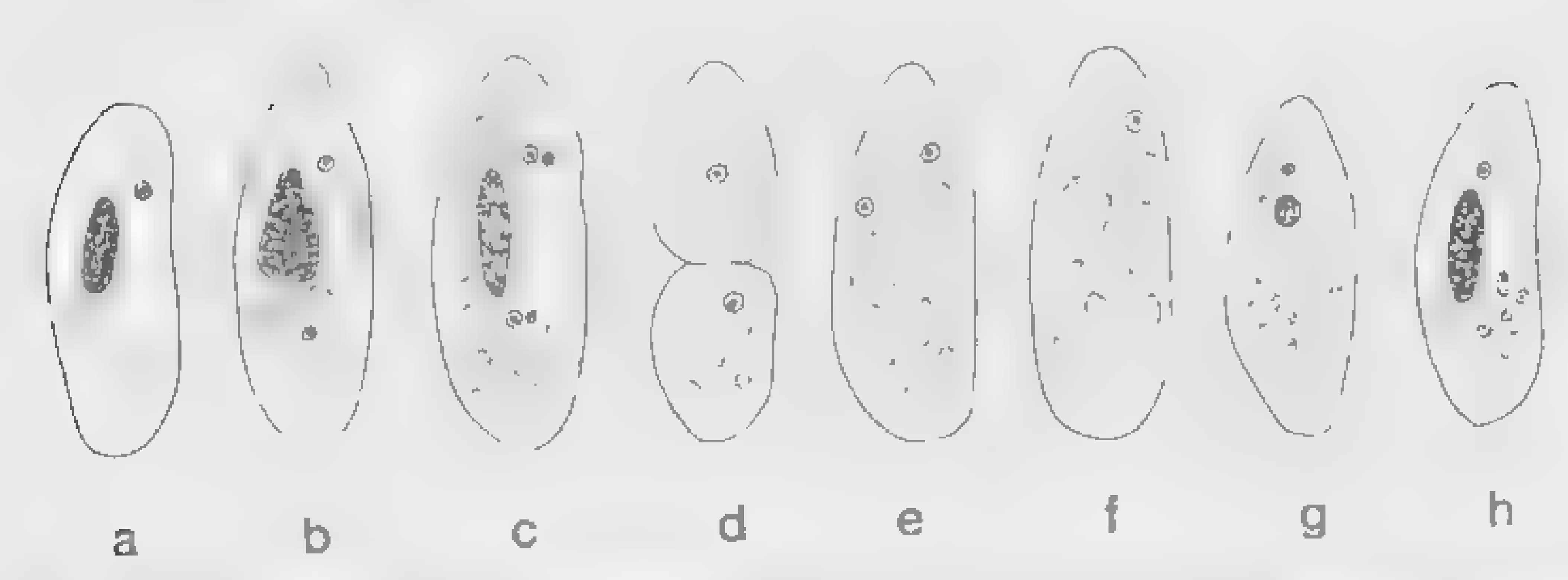


FIG. 144. Esquema de la autogamia de un ciliado. Del micronúcleo diploide se originan 4 micronúcleos haploides (a-c). Desintegración del macronúcleo, 2 micronúcleos se distribuyen entre 2 células hijas (d). Tras la mitosis tiene lugar la cariogamia (e, f). Del sincarion se originan, por mitosis, los nuevos micronúcleos y macronúcleo (g, h).

clear. En la unión externa a otro ciliado o a una pareja de conjugantes, la autogamia se denomina citogamia.
En algunos casos el desarrollo de una célula gamética puede producirse sin fecundación. Un ejemplo de tal **partenogénesis** lo proporciona *Eucoccidium dinophili.* En alguna infección el macrogameto (figura 53 g) puede también realizar la esporogonia sin fecundación. Si en los heliozoos *Actinosphaerium* y *Actinophrys* no se produce la fecundación recíproca de los gametos hijos, el gameto viable puede desarrollarse solo. También en el fitomonadino *Volvox aureus* un macrogameto no fecundado puede iniciar de nuevo, partenogenéticamente, la formación de una colonia.
Puesto que todos los procesos vitales dependen en su especificidad del DNA específico de la célula, su repartición en la multiplicación y en la sexualidad tiene una gran importancia. Así, la división de una célula está siempre ligada a la división nuclear. El DNA del núcleo se deposita en los cromosomas que, junto con las proteínas, dan estructuras fácilmente visibles por medio de tinción. La figura 145 muestra estos procesos en el ejemplo de la gregarina *Monocystis rostrata* (véase fig. 47 a). Se forman 8 cromosomas (fig. 45 a, b). Con el fin de que los dos núcleos hijos reciban la parte original de DNA, tiene lugar una duplicación de los cromosomas y la formación de las cromátidas, que está ligada con una nueva formación de la doble hélice de la molécula de DNA (c). Así se originan 2 × 8 cromosamas, que se reparten entre los núcleos hijos (e-g). Si después de la formación de la sicigia entre dos gregarinas el núcleo diploide normal se convierte en un núcleo gamético haploide, en la meiosis tiene lugar una distribución de los 8 cromosomas en parejas (h-l). De manera correspondiente transcurren los procesos de división nuclear en otras núcleos diploides, por ejemplo en los micronúcleos de los ciliados *Kidderia mytili* y *Didinium nasutum* (fig. 146 a-e).

La reducción del número de cromosomas en la meiosis es necesaria para que el núcleo zigótico reciba de nuevo la dotación cromosómica normal. La cuestión de cuándo tiene lugar la meiosis, en esta alternancia entre el estado diploide y el haploide, se expuso ya en la figura 103. Ella decide si el estadio vegetativo normal de un protozoo es diploide o haploide.
La separación de los juegos de cromosomas en la mitosis y la meiosis tiene lugar por lo general en la zona del huso acromático, entre los centríolos, los cuales finalmente se sitúan en polos opuestos y que se han originado de la división de un centríolo granular situado casi siempre en la periferia del núcleo, en el citoplasma. En algunos casos, mediante la formación de una zona especial alrededor del centríolo se produce la formación de centrosomas (fig. 146 g). Los centríolos y los centrosomas actúan como cinetocentro en la distribución de los cromosomas. En muchos protozoos los centríolos penetran en la zona nuclear y forman así un huso acromático intranuclear (fig. 146 f), en cuyo caso más tarde o más temprano se produce la desintegración de la membrana nuclear en la división. En

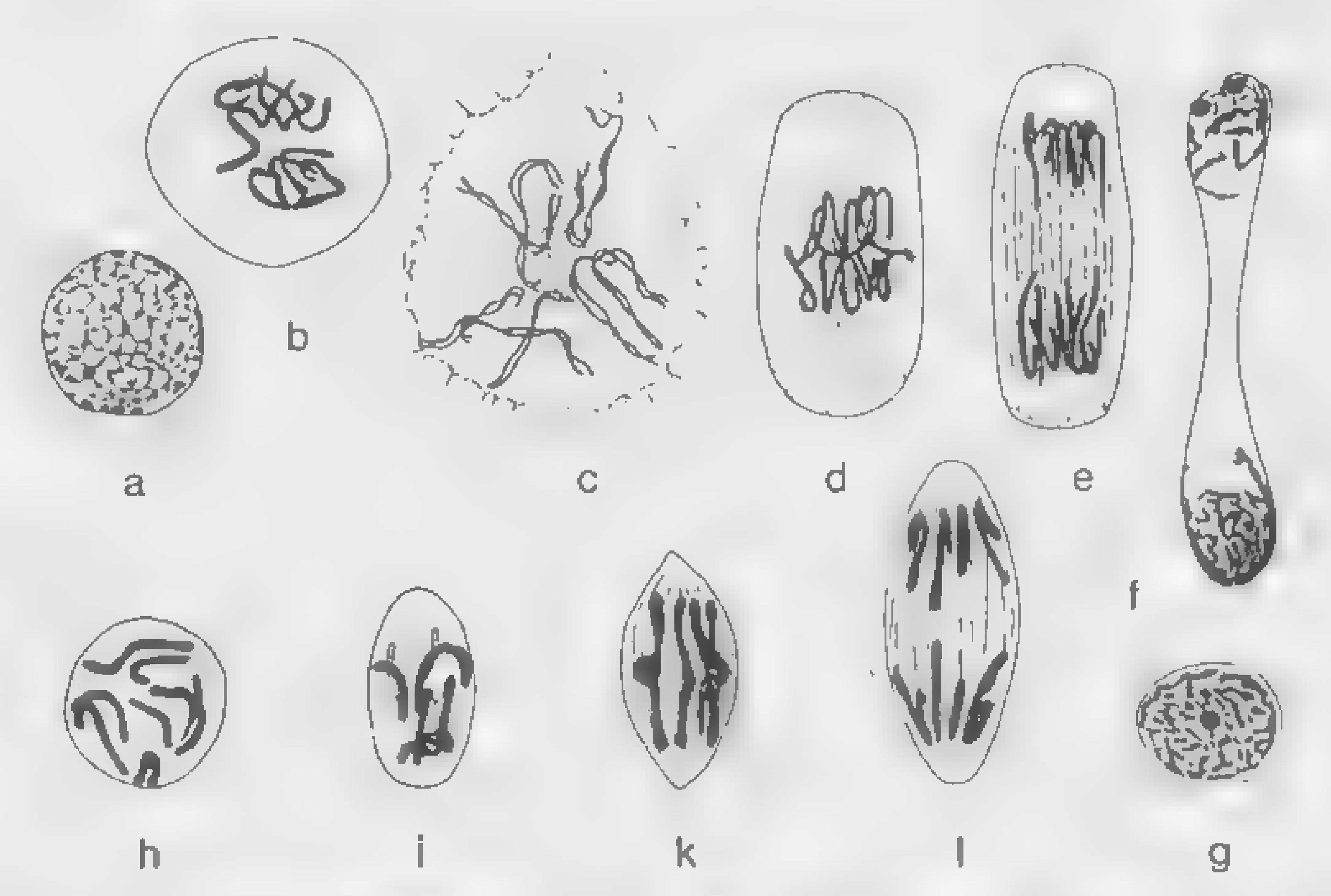


FIG. 145. **Divisiones nucleares** en la gregarina *Monocystis rostrata.* a-g mitosis, h-l meiosis. **a** Núcleo en interfase, **b** profase con 8 cromosomas en el núcleo diploide, **c** prometafase con cromosomas hijos en parejas, las cromátidas, y envoltura nuclear disuelta, **d** metafase con ordenación de las parejas de cromosomas en la placa ecuatorial, **e** anafase con separación de las dos dotaciones cromosómicas diploides, **f-g** telofase con división nuclear y formación de dos núcleos hijos con disolución de la estructura cromosómica, **h** núcleo diploide de un gamonte de la sicigia, con 8 cromosomas, **i** ordenación en parejas de los 8 cromosomas, **k** inicio de la separación de las parejas de cromosomas con 4 cromosomas en cada una, **l** separación de las dotaciones cromosómicas haploides, que, después de la división nuclear (como f), dan 2 núcleos gaméticos haploides.

algunos polimastiginos, los tetramítidos y los hipermastígidos, se forma un huso acromático extranuclear (fig. 146 g) que sólo posteriormente actúa sobre la división nuclear, ya iniciada. Puesto que aquí, durante la división mitótica persiste la membrana nuclear, la separación de las cromátidas tiene lugar por la acción de fibras especiales que parten de un centrómero situado en la membrana nuclear. Mientras que, por lo general, en la división nuclear los cromosomas se disponen en primer lugar en la placa ecuatorial (figuras 145 d, 146 a, c), en algunos casos este estadio puede faltar (figura 146 h, i). Este caso especial se denomina paramitosis.

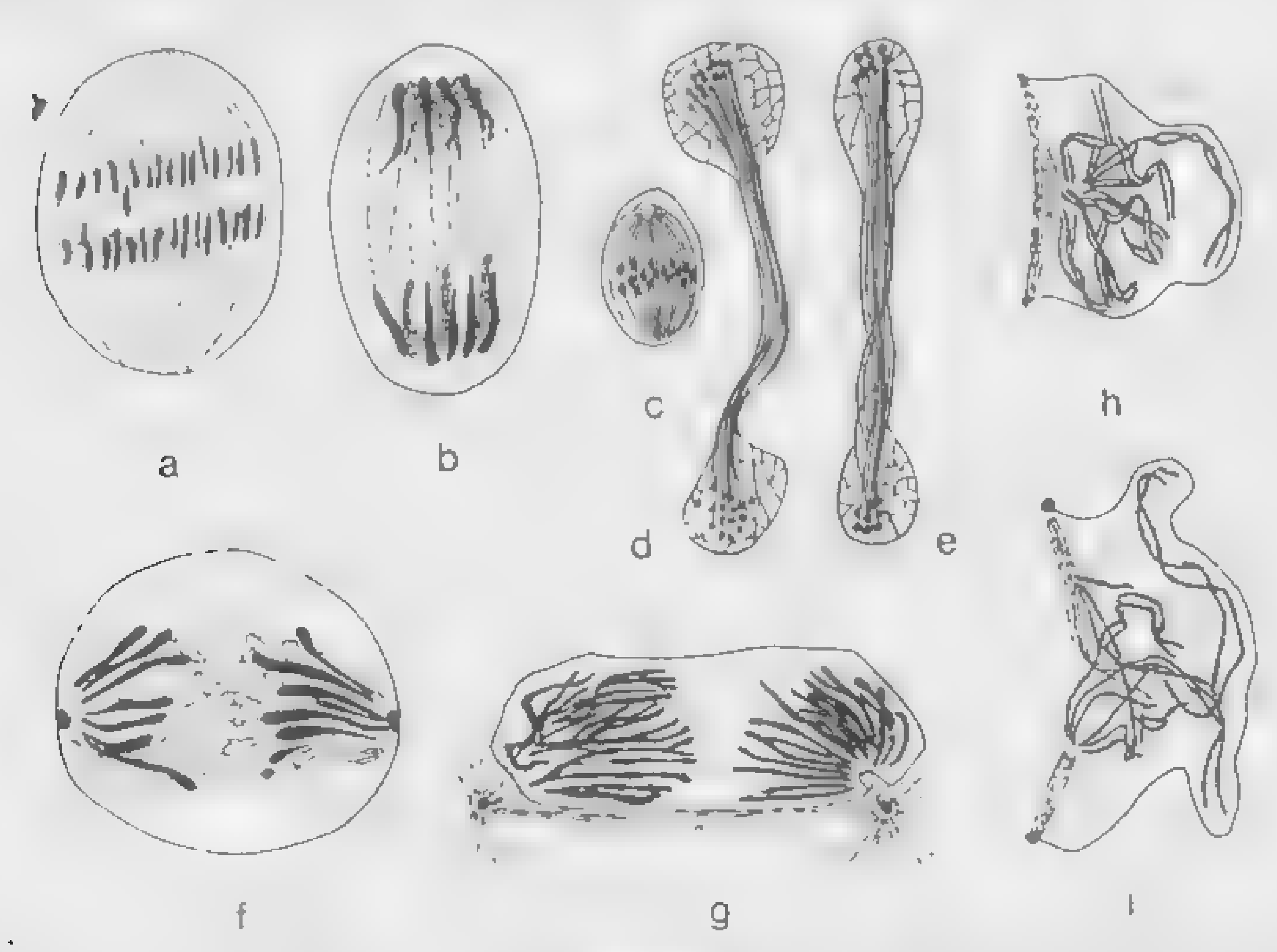


FIG. 146. **Distribución de los cromosomas en la división nuclear. a-b** *Kidderia mytili* (ciliado tigmotrico), **a** mitosis del micronúcleo diploide con 16 cromosomas en cada grupo (anafase temprana), **b** meiosis con 8 cromosomas en cada grupo (anafase tardía). c-e *Didinium nasutum* (ciliado holotrico), **c** micronúcleo con dotación cromosómica diploide (16 cromosomas), **d** mitosis con 16 cromosomas en cada grupo, **e** meiosis del micronúcleo con 8 cromosomas en cada grupo, **f** núcleo de **Pyrsonympha** (flagelado polimastigino) en anafase con huso acromático intranuclear, **g** núcleo de **Pseudotrichonympha** (flagelado polimastigino), anafase con huso acromático extranuclear. **h-i** *Aggregata eberthi* (coccidio, eimerídeos), mitosis sin formación de una placa ecuatorial en la metafase = tipo de división paramitótico.

Con el microscopio óptico puede observarse en los cromosomas mayores, en una preparación teñida, el lugar del huso acromático, el *cinetocoro* (fig. 151 a-d). En los grandes cromosomas de algunos polimastiginos se reconoce claramente una estructura espiral (figura 147 a). También en algunos de estos flagelados pueden seguirse los procesos de la mitosis con ayuda del microscopio de contraste

de fases incluso en el objeto vivo. La investigación con el microscopio electrónico de los cromosomas de los protozoos no proporcionó nuevos datos. En una sección puede verse simplemente una estructura interna espiral (fig. 147 b). Durante el desarrollo del nuevo macronúcleo después de una conjugación, en algunos ciliados, por ejemplo en *Stylonychia sp.* (fig. 86 f) y *Chilodonella cucullulus* (fig. 74 h) se observó la aparición de cromosomas gigantes que, con sus discos transversales, se parecen a los cromosomas gigantes de los dípteros. La reacción de Feulgen indica que aquí el DNA está localizado en dichos discos.

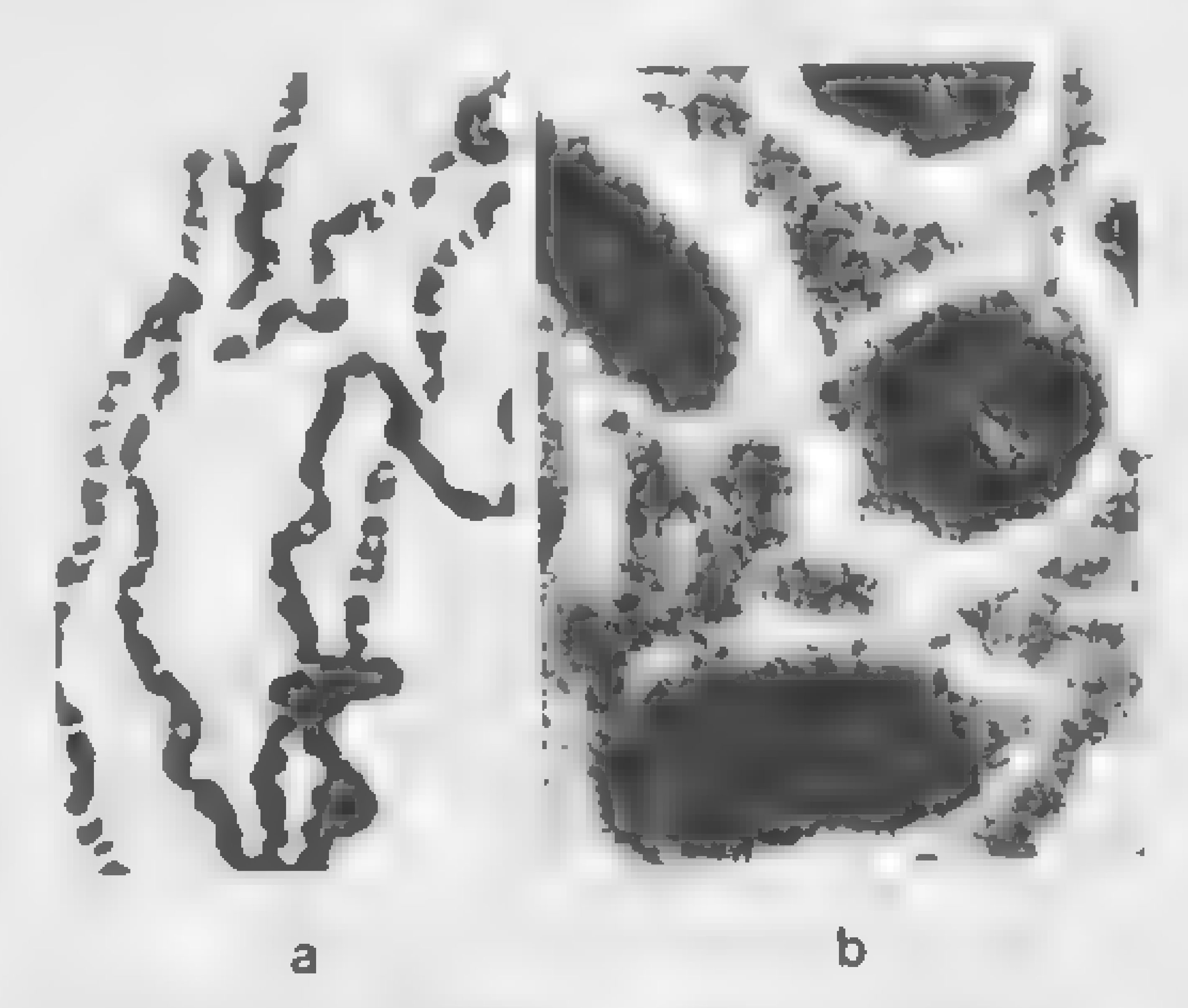


FIG. 147. **Estructuras cromosómicas. a** *Holomastigotoides psammotermitidis* (flagelado polimastigino), imagen obtenida con el microscopio óptico de la estructura cromosómica durante la profase temprana (tinción: ácido carminoacético). Aumento 1540 ×, **b** *Amphidinium elegans* (dinoflagelado), micrografía electrónica de los cromosomas con estructura helicoidal interna. Aumento 48 000 ×.

Tras la fusión de dos núcleos gaméticos haploides en un sincarion, el zigoto contiene pues cromosomas paternos y cromosomas maternos, con lo cual le son transmitidas propiedades de las dos células parentales. También en los protozoos esta herencia está supeditada a las leyes de Mendel que rigen en las plantas superiores. Si los genes del cromosoma de un núcleo gamético haploide concuerdan completamente con los del cromosoma correspondiente del otro núcleo gamético, o sea que en la formación del sincarion dos alelos iguales se completan y forman una pareja de cromosomas iguales, el núcleo diploide formado es homozigótico respecto a esta pareja de cromosomas (fig. 148 a). En la meiosis de este zigoto se originan entonces nuevamente núcleos gaméticos o gonios iguales en un 100 %. Pero si las estructuras cromosómicas correspondientes poseen propiedades diferentes, el núcleo zigótico contiene las propie-

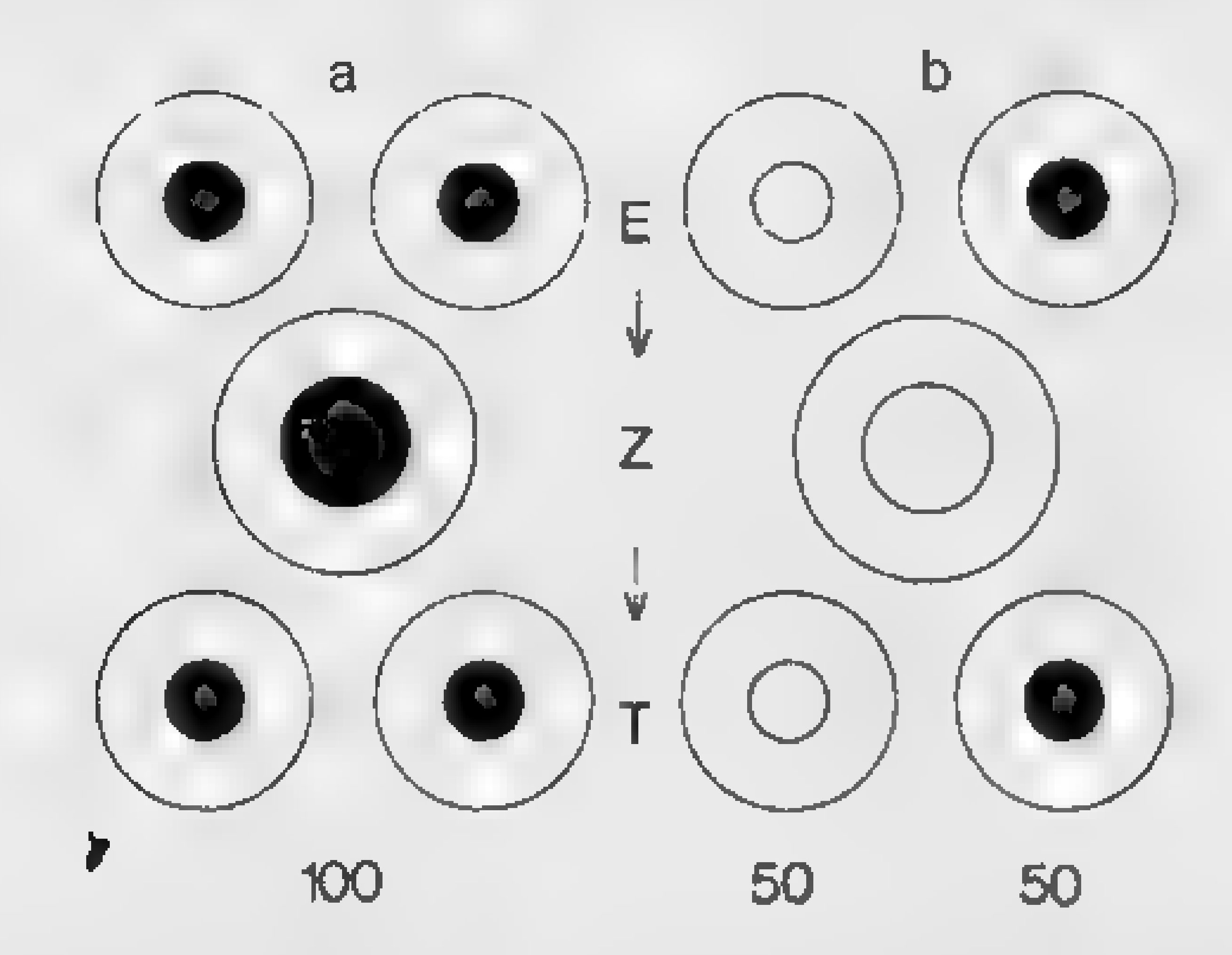


Fig. 148. **Herencia de un par de cromosomas en los haplontes.** E = progenitores, T = células hijas (gonios), Z = zigoto. **a** La copulación entre dos progenitores iguales (negros) da por resultado un zigoto homozigoto negro y un 100 % de gonios negros, **b** el cruzamiento de dos progenitores no iguales (blanco y negro) da por resultado un zigoto heterozigoto blanco-negro y los gonios resultantes son: 50 % blancos y 50 % negros.

dades de ambas. Es heterozigoto (fig. 148 b). La meiosis produce luego una separación, en una proporción del 50 %, con las propiedades de ambas células parentales. Más complicada es la herencia en los protozoos diploides, aunque también aquí es válida la misma ley. Si los dos alelos de una pareja de cromosomas son iguales entre sí e iguales a los del otro miembro de la pareja; si, por ejemplo, en los ciliados ambos conjugantes son homozigotos iguales, mediante la conjugación se originan descendientes homozigotos iguales en un 100 % (fig. 149 a). Si los dos conjugantes son homozigotos pero desiguales, como en la figura 149 b, por un lado con 2 alelos para negro y por otro con 2 alelos para blanco, tras el cruzamiento, cuando la siguiente generación de ciliados hereda un alelo de cada conjugante, se originan ciliados heterozigotos en un 100 %. Las propiedades mezcladas pueden aparecer indistintamente si no ocurre que una de las propiedades heredadas, como recesiva, quede oculta por la otra, que es la dominante. Si se cruzan dos ciliados heterozigotos, según las leyes de Mendel en las células hijas homozigotas se repetirá la proporción de 50 %: un 25 % serán homozigotos negros y un 25 % homozigotos blancos (fig. 149 c), y, además, habrá un 50 % de ciliados heterozigotos. Pero puesto que en los protozoos un genoma contiene siempre más de un cromosoma (véase pág. 114), la herencia de las propiedades es mucho más complicada. La figura 150 muestra esto en un zigoto con 4 parejas de cromosomas en los que los alelos son diferentes (blanco y negro). En la meiosis son posibles 16 combinaciones para los núcleos haploides descendientes. El número de estas posibilidades puede ser

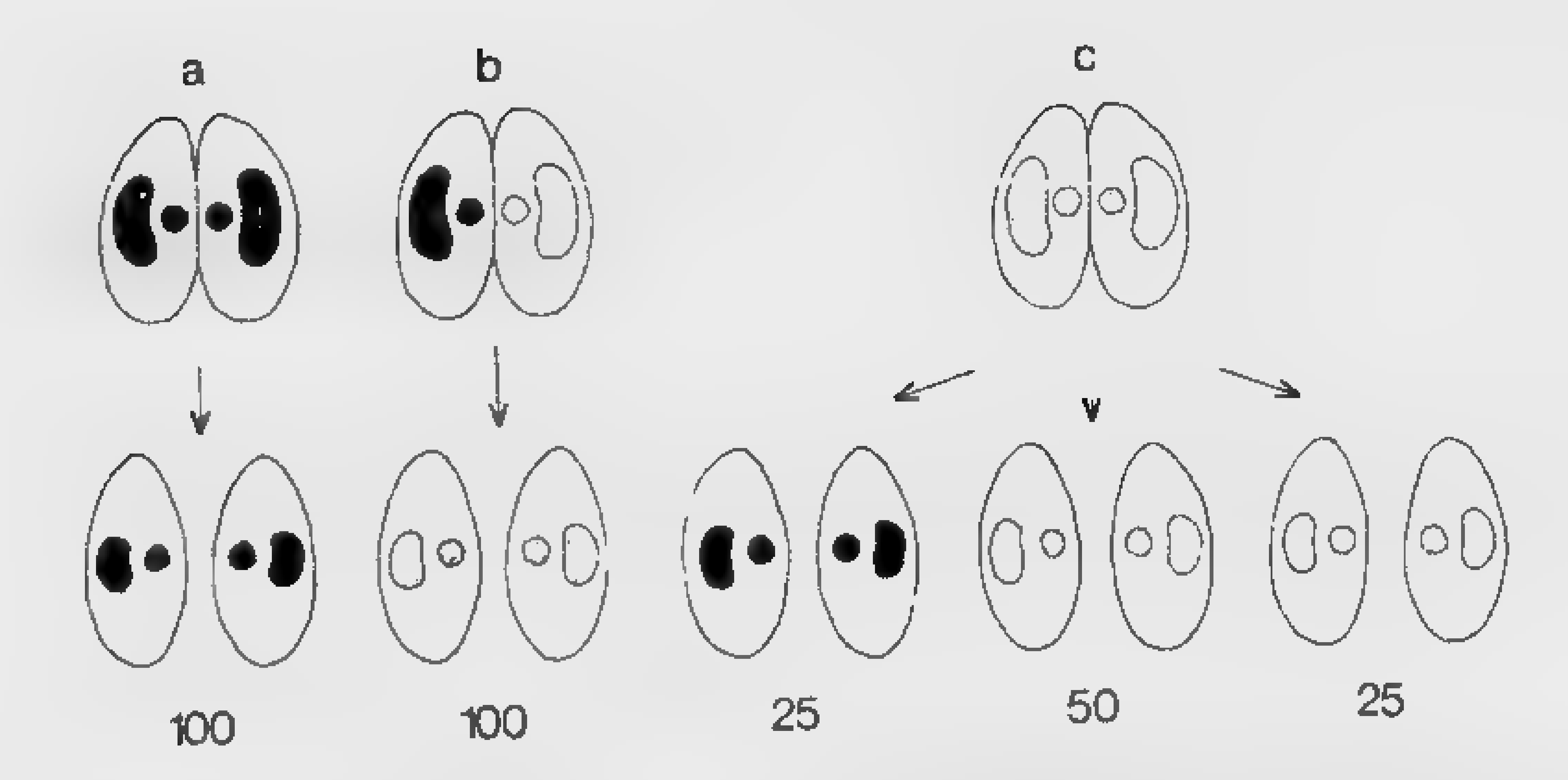


Fig. 149. **Herencia de una pareja de cromosomas en la conjugación de los ciliados diploides. a** La conjugación de dos ciliados homozigotos iguales da un 100 % de animales hijos iguales. **b** El cruzamiento de dos ciliados homozigotos diferentes (negro y blanco) da un 100 % de animales hijos heterozigotos. **c** La conjugación de dos ciliados heterozigotos da un 25 % de homozigotos negros, un 25 % de homozigotos blancos y un 50 % de heterozigotos negros y blancos.

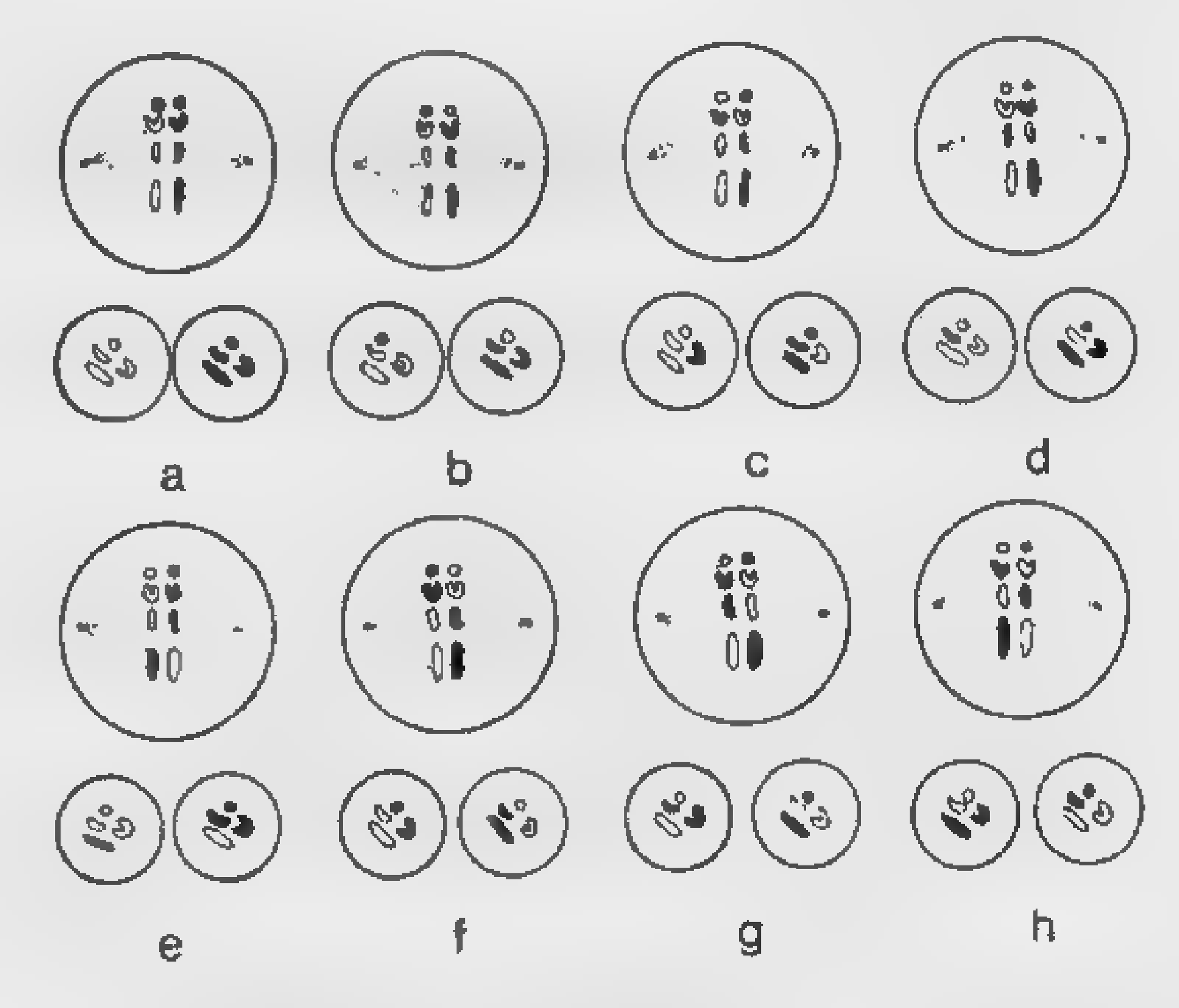


Fig. 150. **4^2 posibilidades de distribución de 4 cromosomas maternos y 4 paternos** en la meiosis = 16 gonios diferentes.

todavía considerablemente aumentado cuando en la meiosis se produce un intercambio de segmentos entre las cromátidas (fig. 151). En tal caso se originan cromosomas que no corresponden simplemente al tipo paterno o materno, sino que han intercambiado genes

entre sí y, en consecuencia, los cromosomas formados representan en parte una forma mezclada.
También en la autogamia aparecen modificaciones en las propiedades cuando el núcleo es heterozigoto. En la figura 144 se representa gráficamente el principio de la autogamia en los ciliados. Para un

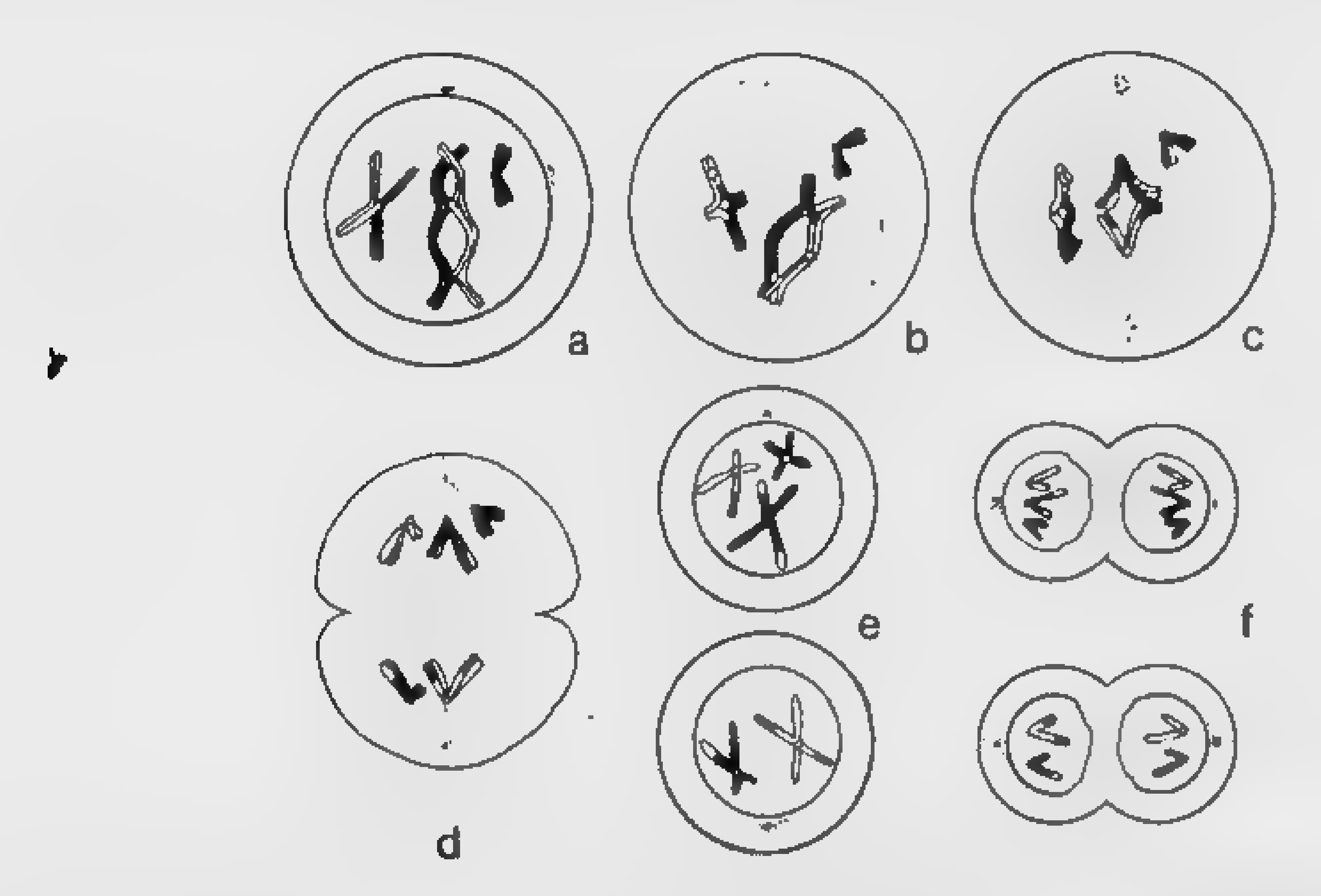


Fig. 151. Esquema del intercambio de un fragmento de las cromátidas en una meiosis de 2 pasos. **a** Profase con cromátidas paternas y maternas en el núcleo diploide, **b** prometafase con intercambio de fragmentos de cromátidas entre las cromátidas paternas y maternas, **c** metafase **d** anafase, **e** células hijas después del primer paso, **f** 4 gonios haploides diferentes después de la división meiótica (segundo paso) de las células hijas **e**; de los 4 gonios, 3 tienen una estructura cromosómica combinada.

ciliado heterozigoto (negro-blanco) (fig. 152 b) se produce una segregación en un 50 % de homozigotos negros y un 50 % de homozigotos blancos. En un ciliado homozigoto (fig. 152 a) los descendientes son homozigotos como el ciliado original.
Condición previa para todas las nuevas combinaciones es la existencia de diferencias en los genes del otro miembro de la pareja. Tales diferencias se originan a veces por cambios espontáneos en los genes, o sea, **mutaciones.** Tales cambios de los genes pueden también producirse experimentalmente en los protozoos por la acción de substancias mutágenas tales como el uretano y los antibióticos, pero muy especialmente mediante radiación con rayos Röntgen o luz ultravioleta. En los haplontes estos cambios son rápidamente eficaces, aunque no todas las mutaciones son viables y las mutaciones conseguidas deben ser primero cultivadas. En los diplontes la mutación producida en un alelo puede ser eliminada, o sólo suavizada, cuando es recesiva respecto del otro alelo. En los ciliados el recono-

cimiento de una mutación que se ha producido en el micronúcleo generativo es dificultado por el hecho de que la imagen somática viene determinada por el macronúcleo poliploide. En este caso la mutación se hace sólo visible por una autogamia en la que, como se ve en la figura 152, se originan descendientes homozigotos con un nuevo macronúcleo.

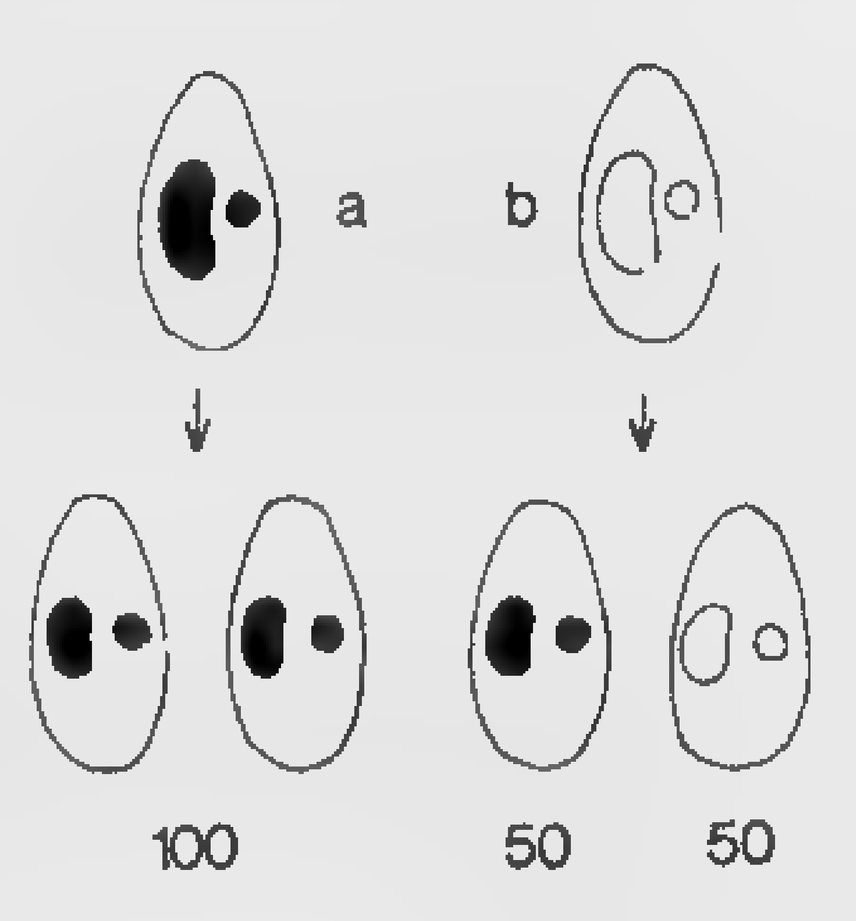


Fig. 152. **Herencia de una pareja de cromosomas en la autogamia de un ciliado. a** La autogamia en un ciliado homozigoto da un 100 % de células hijas homozigotas iguales, **b** la autogamia de un ciliado heterozigoto da un 50 % de homozigotos negros y un 50 % de homozigotos blancos.

La constelación conjunta de los genes proporciona las posibilidades de desarrollo de un protozoo, es decir, su **genotipo.** No obstante, la suma de propiedades ancladas en la masa hereditaria puede desarrollarse diversamente, dentro de los límites marcados genéticamente, debido a influencias estimulantes o inhibidoras del medio ambiente. Así surge el **fenotipo,** que es la **modificación,** la manifestación visible. Este fenómeno se puede apreciar con mayor facilidad en el tamaño. La figura 153 a muestra ocho razas de *Paramecium caudatum* que fueron cultivadas mediante la siembra de clones en una población. La figura da los valores medios del tamaño. La figura 153 b muestra la amplitud de modificación para las razas punteadas A, D y H, en la que, según la ley de la curva de probabilidad, los valores medios que aparecen punteados son los que aparecen en los clones con mayor frecuencia. En todas las razas la frecuencia de aparición disminuye al acercarse al tamaño máximo y mínimo. Independientemente del tamaño de los nuevos clones que se siembran en una raza pura, se mantiene la amplitud de modificación de la raza que aquí se representa y que viene determinada genéticamente. El fenotipo de algunos parásitos pertenece a las modificaciones determinadas por el medio ambiente. Entre los **tripanosomátidos,** las leishmanias, a 37 °C, forman en los tejidos de sus huéspedes vertebrados, así como en tejidos de cultivo, la forma sin flagelos (fig. 18 d). En el insecto transmisor o en medios de cultivo que contengan sangre, y a temperatura ambiente, del estadio amastigota se origina la forma flagelada promastigota (fig. 17 b). De forma correspondiente, muchos tripanosomas cambian del estadio tripomastigota (fig. 18 c) en la sangre de sus huéspedes vertebrados

a la forma epimastigota en el intestino de los transmisores (figura 71 c). En condiciones experimentales cada forma puede ser mantenida durante el tiempo que se quiera, de forma que no existe un ritmo obligado, sino sólo una dependencia de las condiciones ambientales. Así también la forma ameboide de *Naegeria gruberi* pasa rápidamente al estadio flagelado (fig. 17 k, l) cuando el alimento escasea.

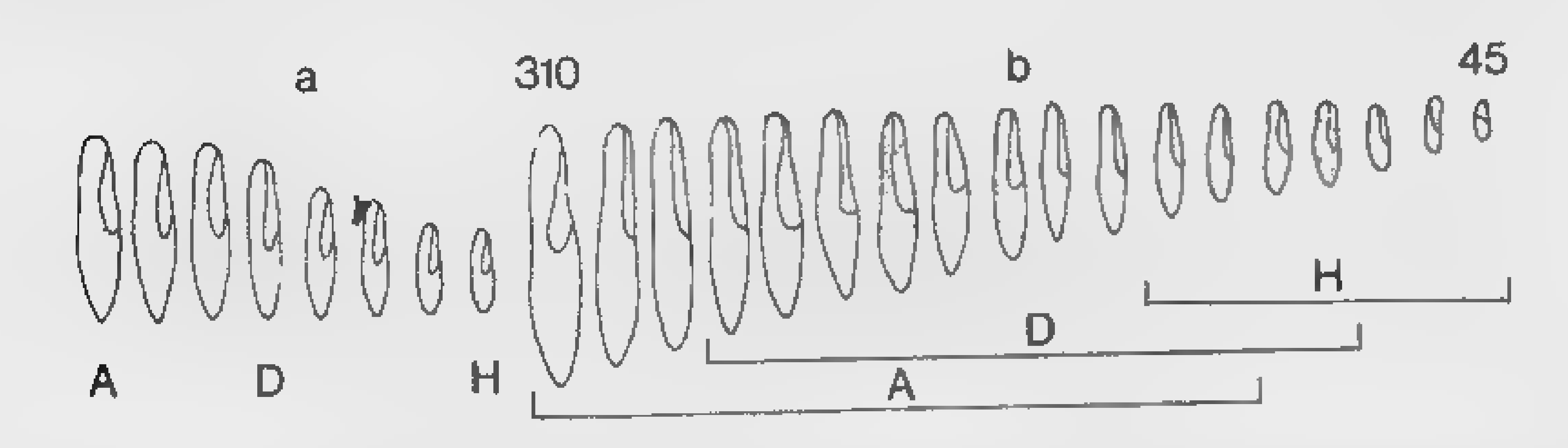


FIG. 153. *Paramecium caudatum.* a Valores medios de la longitud de **8 razas** (A-H) de una población. Las razas A, D y H punteadas. **b** Variaciones de tamaño de los clones de las razas A, D y H. Los valores medios también punteados. Valores límite: 310 μm y 45 μm.

Los protozoos ponen de manifiesto que la vida puede también originarse y subsistir sin sexualidad, y que ésta representa solamente un avance adquirido en la historia de los seres vivos, el cual, con su más elevado desarrollo, adquiere una significación cada vez mayor. La protozoología demuestra, sin embargo, la gran importancia que tiene la sexualidad. Ésta posibilita que dentro de una especie exista una capacidad de variación de todas las propiedades mucho mayor, con lo cual, según DARWIN, entre muchos procesos erróneos pueden aparecer genotipos que sean más aptos para la lucha por la vida.

Los ejemplos de herencia presentados hasta ahora están todos ligados al DNA de los cromosomas del núcleo, o sea, al **genoma.** Están determinados carióticamente. Pero, no obstante, en los protozoos pueden observarse en algunos casos tipos de herencia que son dependientes de un DNA extracariótico. Este DNA extracariótico se encuentra, como ya se indicó en otro capítulo, en los plastos de los fitoflagelados, en los mitocondrios y en el cinetoplasto, pero también en los centríolos. En contraposición al genoma, el conjunto de genes de los plastos constituye el **plastoma** y el de los mitocondrios el **condrioma.** La parte de este DNA es generalmente escasa en comparación con el DNA del núcleo. En el flagelado *Euglena* el DNA de los plastos representa el 1 %, y en los gametos de *Chlamydomonas* más del 6 %. Debido a parásitos simbiónticos también puede haber DNA en el citoplasma de los protozoos.

Al tratar de los plastos y los mitocondrios se dijo ya que su contenido en DNA no es suficiente para el desarrollo autógeno de estos orgánulos, de forma que están también codificados por el DNA del núcleo. Esto es también válido para la propiedad «killer» de los paramecios, que, tal como confirman las investigaciones con el microscopio electrónico, es debida a inclusiones bacterianas plasmáticas, los **simbiontes kappa.** Los simbiontes, fácilmente observables con tinción Giemsa, son dependientes de la existencia de un gen K en el núcleo, mientras que el alelo k no es suficiente para el desarrollo del simbionte. Los paramecios que conservan en su plasma los simbiones kappa se denominan paramecios «killer» (KP) (matadores) porque matan a otros paramecios que no poseen simbiontes kappa mediante secreciones tóxicas. Los paramecios sin simbiontes kappa se denominan por ello paramecios sensibles (SP). La figura 154 muestra la herencia de la infección kappa. Puesto que durante la conjugación los paramecios sensibles son inmunes a las toxinas de los «killer», es posible su cruzamiento con los paramecios «killer» (fig. 154 a). Los genes K y k están subordinados a las leyes de Mendel, por lo cual la conjugación de homozigoto K y un homozigoto k da un 100 % de heterozigotos Kk (véase fig. 149 b). Sin embargo, de este cruzamiento se origina sólo un 50 % de paramecios «killer», mientras que el restante 50 % son paramecios sensibles, ya que en la conjugación por lo general sólo el núcleo migrador, sin citoplasma y sin simbiontes kappa, pasa al paramecio sensible. Si hay conjugación entre los dos paramecios «killer» heterozi-

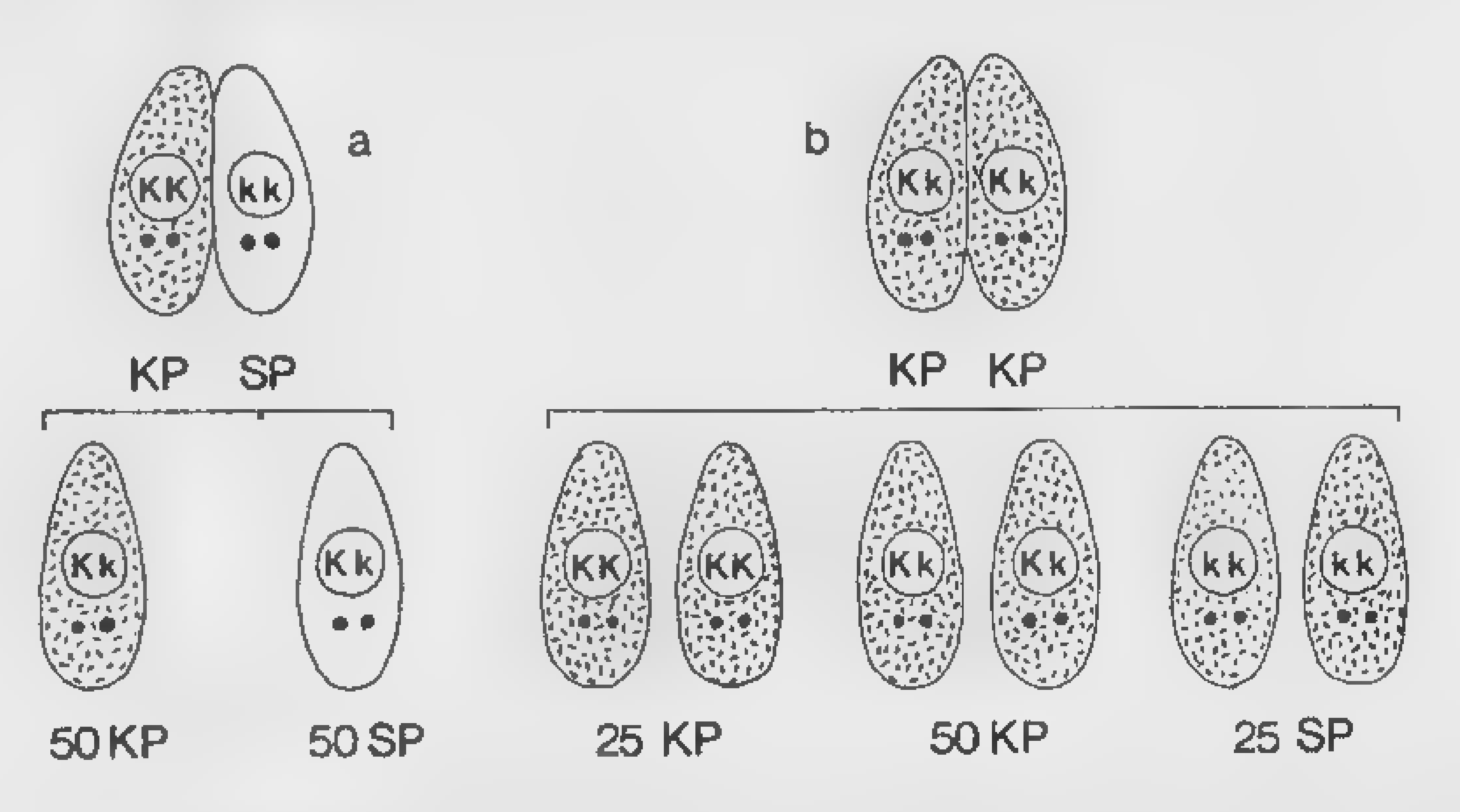


FIG. 154. **Herencia de la propiedad «killer»** citoplasmática en dependencia del gen K. KP = paramecio «killer», SP = paramecio sensible. **a** La conjugación de un paramecio «killer» homozigoto (**KK**) con un paramecio sesible homozigoto (kk) da un 50 % de paramecios «killer» heterozigotos (Kk) y un 50 % de paramecios sensibles heterozigotos (**Kk**). **b** La conjugación de dos paramecios «killer» heterozigotos da un 25 % de paramecios «killer» heterozigotos y un 25 % de paramecios sensibles homozigotos.

gotos (fig. 154 b), se originan, siguiendo las leyes de Mendel (figurara 149 c), 50 % de paramecios «killer» heterozigotos y 25 % de paramecios «killer» homozigotos. Si bien los restantes paramecios homozigotos (25 %) con los genes kk también contienen al principio simbiontes kappa, son paramecios sensibles ya que sin el gen K sus simbiontes kappa perecen.
No obstante, en contraposición a este ejemplo, el ejemplo de la ameba *Pelomyxa palustris* (fig. 27 a) demuestra que el DNA de los simbiontes puede tener una gran importancia para la célula protozoaria. Puesto que esta ameba no posee mitocondrios propios, las bacterias simbiónticas asumen aquí la función de los mitocondrios.
Las posibilidades de cruzamiento mencionadas en relación con la propiedad «killer» proporcionan el importante resultado de que la herencia extracariótica no está regida por las leyes mendelianas. Esto es fundamentalmente válido para todas las herencias extracarióticas, y con ello también para las propiedades codificadas por el DNA de los plastos de los fitoflagelados. El DNA de los plastos, lo mismo que el DNA del núcleo, es portador de la información para la síntesis de las proteínas, y en ello intervienen sus propios ribosomas, que se diferencian de los ribosomas normales del citoplasma. Los ribosomas experimentan cambios estructurales perjudiciales por la acción de los antibióticos. En un mutante de *Chlamydomonas rheinhardi,* que todavía resiste 500 g de estreptomicina/ml, se demuestra por la herencia de la resistencia que en este caso existe una herencia extracariótica dependiente del DNA de los plastos. También otro mutante de *Chlamydomonas,* que se caracteriza por una mayor resistencia a la temperatura y en la que debe existir una formación de proteínas modificada, es codificado por el DNA de los plastos. Pero una mutación extracariótica no sólo puede ser dependiente del DNA de los cloroplastos, sino también de los genes del DNA de los mitocondrios. En *Chlamydomonas rheinhardi* se da una mutación que no sólo es resistente a la estreptomicina, sino que la necesita, lo cual se debe a la existencia de genes sd en los mitocondrios. Si se trasladan cepas que necesitan estreptomicina a un medio que no la contenga, por mutación puede originarse de nuevo en los mitocondrios el gen ss, sensible a la estreptomicina. Por selección se originan entonces en este medio colonias sensibles a la estreptomicina. Sin embargo, sólo lo son al principio fenotípicamente, pues todavía persisten algunos genes sd. Sólo después de algún tiempo de permanecer en medios libres de estreptomicina se eliminan todos los genes sd, y sólo entonces ya no es posible el traspaso gradual a un medio que contenga estreptomicina. No obstante, mientras queden algunos genes sd es posible una readaptación al medio con contenido de estreptomicina.
Tal comportamiento concuerda con el fenómeno de la **modificación durable,** con una larga persistencia de una propiedad adquirida. Tales modificaciones durables se conocen también en los tripanosomas patógenos, que en la terapia con preparados de arsénico pueden adquirir inmunidad y pueden conservar esta propiedad durante meses e incluso durante años sin necesidad de ninguna medicación posterior antes de que esperimente de nuevo una regresión. También contra los anticuerpos se presentan estas modificaciones durables. En *Paramecium caudatum* los intentos de adaptación al ácido arsenioso demostraron que el aumento de resistencia está ligado a los alelos del macronúcleo somático. Si, como resultado de la conjugación, se origina un nuevo macronúcleo a partir del micronúcleo, la resistencia al arsénico se pierde inmediatamente. Por el contrario, la resistencia al calcio no se ve afectada en los paramecios ni por la conjugación ni por la autogamia.

Asociaciones celulares y diferenciaciones celulares

Ya se dijo al principio que la palabra protozoo no significa unicelularidad. Si bien los protozoos son, en general, unicelulares, esto se basa en su principio de organización. No constituyen una unidad fisiológica de un estado celular centralizado. No obstante, existen unos primeros indicios que dejan entrever tendencias hacia el estado celular. Ya en los flagelados se presentan las asociaciones coloniales en los crisomonadinos (fig. 2 g, h, l, m; fig. 3 c, f), en los fitomonadinos (figs. 14, 15) y en los protomonadinos (fig. 16 b, c, d). Algunos géneros de los radiolarios *(Collozoum, Sphaerozoum, Collosphaera)* forman colonias nadadoras de 4-6 cm. También algunos ciliados peritricos forman colonias (fig. 88). Tales asociaciones ofrecen una mayor protección a la célula individual, y con la actividad de sus flagelos y cilios refuerzan la corriente de agua y con ello el aporte de alimento. Cuando, como ocurre en *Carchesium* y en *Zoothamnium,* estímulos tácticos son transmitidos a toda la colonia y producen una reacción conjunta de huida mediante contracción, el efecto de protección es todavía mayor. Un paso más hacia el estado celular es promovido por la diferenciación celular. Esto tiene lugar temporalmente en algunas amebas, los **acrasinos,** por ejemplo en *Dyctyostelium discoideum* (fig. 28 g). Bajo condiciones de vida desfavorables, las amebas secretan una substancia que se difunde en el ambiente (la acrasina) y que induce la agrupación masiva de las amebas, con lo que se forma un cono (fig. 155 a). El cono se aplana, el conjunto de las amebas que lo constituyen se desplaza y vuelve a elevarse de nuevo, con lo cual se forma el cuerpo fructífero (figura 155 b). Aquí se produce la diferenciación celular. Las amebas que forman el pedúnculo se fusionan y forman un tejido sólido (c), mientras que sólo las amebas de la cabeza persisten como quistes (d).
En los flagelados los individuos unidos en una sucesión celular conservan por lo general su propia posibilidad de desarrollo. Entre

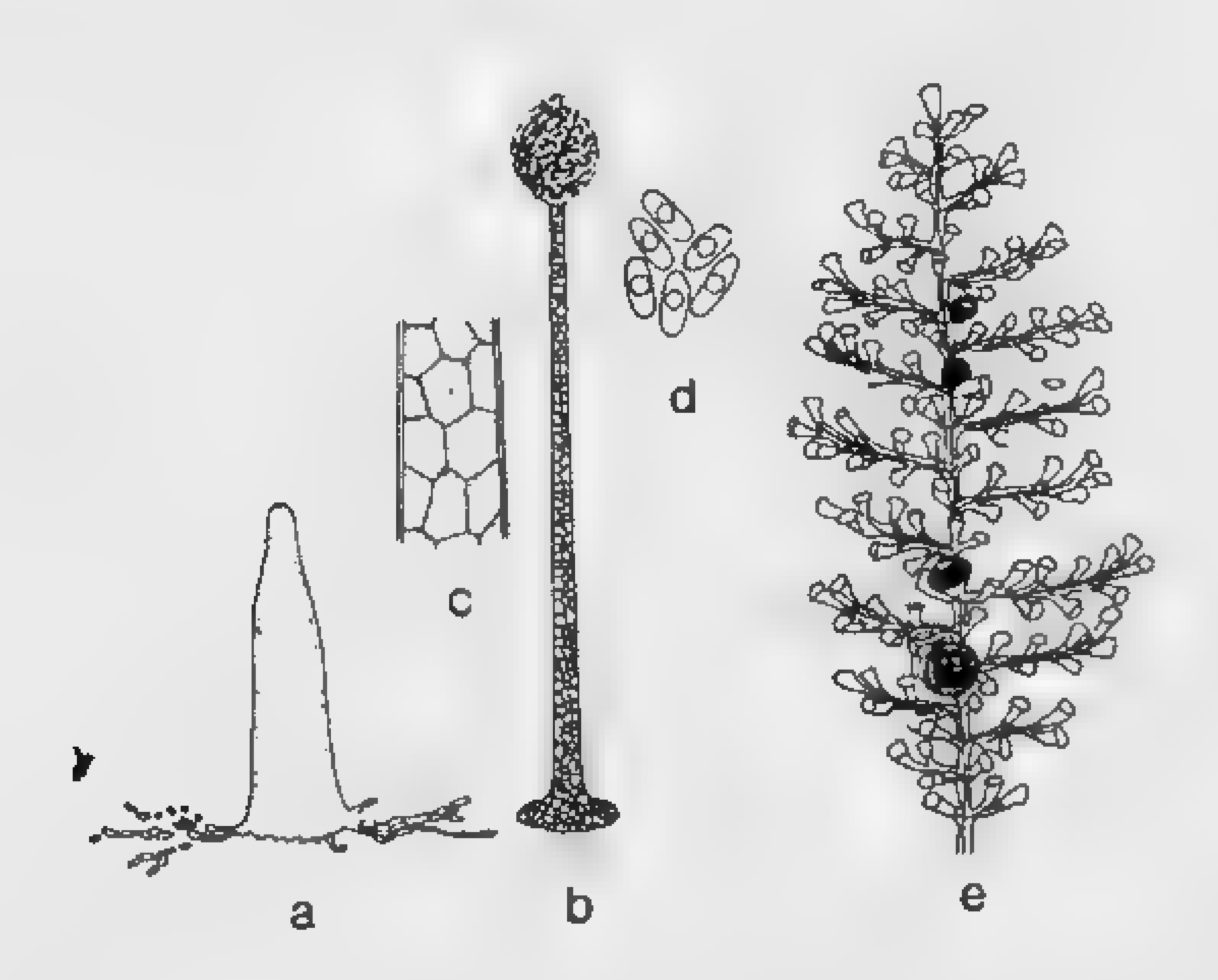


FIG. 155. **Formación de colonias**, a-d *Dictyostelium discoideum* (ameba, figura 28 g). a Formación del cono después de la agregación. **b** Cuerpo fructífero con pedúnculo (**c**) y quistes (= esporas) (**d**). **c** y **d** mayor aumento. **e** *Zoothamnium alternans* (ciliado peritrico). Colonia con microzooides (claros) y macrozooides (oscuros).

los fitomonadinos, en algunos volvócidos se puede llegar, no obstante, a una diferente formación celular. Mientras que en la figura 14 las colonias contienen células con igual valor y capaces de división, en *Pleodorina californica* (fig. 15 b) pueden reconocerse dos tipos celulares ya de primer momento por la diferencia de tamaño. Las pequeñas células somáticas han perdido su capacidad de división y sólo las células mayores, generativas, son todavía capaces de formar nuevas colonias. En *Volvox aureus* y *V. globator* (fig. 15 c, d) subsisten pocos individuos generativos. Condiciones correspondientes se encuentran en el ciliado peritrico *Zoothamnium alternans* (figura 155 e). Sólo unos pocos individuos macrozooides pueden desprenderse y son todavía capaces de dividirse, mientras que los numerosos microzooides somáticos han perdido la capacidad de formar colonias hijas.

Una forma especial de la diferenciación celular la presentan los **cnidosporidios** en la formación de esporas. El esbozo plurinuclear de la espora de los mixosporidios se hace transitoriamente pluricelular (fig. 66 a, b). En este estadio de desarrollo relativamente corto, la unidad fisiológica de las células metazoarias existe todavía en menor grado que, por ejemplo, en las colonias de los fitomonadinos.

En los fitomonadinos (volvócidos) no sólo la multiplicación agámica está parcialmente limitada a individuos aislados de la colonia, sino que también lo está la sexualidad. En el género *Volvox* esta diferenciación a células somáticas puras y perecederas y a células germinales presenta su máximo desarrollo. Existe un desarrollo intracelular paralelo en los macronúcleos de los euciliados y de algunos foraminíferos, que también poseen sólo una función somática. Si bien con ello se reconocen ya en los protozoos ciertas tendencias del desarrollo ulterior de los metazoos, persiste, no obstante, el hecho de que en aquéllos no existe todavía la unidad fisiológica del estado celular de los metazoos.

LOS PROTOZOOS Y SU AMBIENTE

El hábitat de los protozoos de vida libre

Ls protozoos sólo pueden desarrollarse en un hábitat con humedad suficiente. Los **protozoos marinos** de vida libre pertenecen a los flagelados, a los rizópodos y a los ciliados. Entre los flagelados cabe citar a los cocolitofóridos (crisomonadinos, fig. 3 g, h), que son los protozoos planctónicos más pequeños y que constituyen la parte principal del plancton marino. Sus envolturas calcificadas son una parte esencial del sedimento marino y de la creta. En cambio, los silicoflagelados, que también pertenecen a los crisomonadinos (figura 2 o, p), poseen asimismo esqueletos silíceos cuyos sedimentos son reconocibles en la creta y en las pizarras silíceas silúricas. También los dinoflagelados (figs. 6-8) están expandidos en el plancton marino con una gran cantidad de formas, y, por ello, tienen gran importancia como alimento de muchos animales. Mientras que numerosas especies están ligadas a determinadas zonas climáticas, otras, como *Noctiluca miliaris,* tienen distribución universal. Los radiolarios (fig. 34) y los acantarios (fig. 35), que pertenecen a los rizópodos, constituyen también una parte fundamental del plancton marino. La mayoría de los radiolarios viven pelágicamente hasta profundidades de 350 m. No obstante, algunos viven en aguas más profundas, hasta 4000 ó 5000 m según la especie. También entre los radiolarios hay formas de agua caliente y formas de agua fría. Los esqueletos silíceos sedimentados de las formas extinguidas, los radiolaritos, pueden cubrir grandes superficies del suelo marino, a veces formando una gruesa capa. En lugares donde debido al vulcanismo llegó gran cantidad de ácido silícico al mar, como por ejemplo en la zona de las islas Barbados, los radiolarios pudieron desarrollarse con enorme abundancia. Los radiolarios fósiles se conocen desde el Precámbrico. De los foraminíferos (figs. 39-42), pertenecientes a los rizópodos, sólo pocas especies, como las globigerinas, viven planctónicamente, en particular en mares cálidos, hasta una profundidad de unos 100 m. La mayoría de ellos son bentónicos. Estos foraminíferos se fijan sobre una base o bien se mueven lentamente con ayuda de sus pseudópodos. También los foraminíferos se diferencian en especies de aguas calientes y especies de aguas frías. Las conchas calcáreas de las formas que viven a menor profundidad son especialmente resistentes. Las conchas de foraminíferos que se han conservado fósiles tienen una gran importancia para la determinación de la antigüedad de los estratos. De especial importancia para ello son las fusulinas del Carbonífero y los nummulites. Los foraminíferos son parte constituyente de las rocas sólidas, pero también de las arcillas y margas del Jurásico, del Cretácico y del Terciario. De entre los ciliados son principalmente marinos los oligotricos tintínidos (fig. 83); sólo algunas especies viven en agua dulce. Viven en el plancton o el mesoplancton de alta mar, en las capas superiores. Los hallazgos más antiguos de conchas de tintínidos proceden del Jurásico. Las conchas fósiles de tintínidos, junto con cocolitos, se encuentran principalmente en la isla de Mallorca, así como en estratos rocosos desde el Norte de África hasta el Irak, pasando por los Alpes, pero también en California y Australia. Finalmente, entre los ciliados marinos recientes deben mencionarse el género homocariótico *Stephanopogon* (fig. 73 e), así como los euciliados holotricos con macronúcleo diploide (fig. 74 f) del mesopsammon, el sistema lagunar de la arena marina. Algunos protozoos marinos pueden aclimatarse experimentalmente a elevadas concentraciones de sal, hasta un 10 % y más. Una tal adaptación natural existe en los protozoos que viven en salinas, p. ej., los flagelados *Bodocaudatus* y *Asteromonas graciles,* entre otros en *Amoeba salina* y en los ciliados *Frontonia marina* y *Fabrea salina.*

Los **protozoos de agua dulce** viven en condiciones muy variadas, que van desde las aguas claras de los manantiales hasta las aguas residuales pútridas. Temperatura, salinidad, incidencia de la luz, corriente y valor pH son los factores esenciales que determinan el hábitat para cada especie. Sin embargo, sobre las poblaciones de protozoos tiene una influencia decisiva el grado de pureza del agua, como medida del ensuciamiento producido por substancias orgánicas que conducen a la putrefacción bacteriana y que influyen en el contenido en oxígeno del agua. Los **polisaprobios** viven en aguas con fuerte putrefacción proteínica. Entre ellos se cuentan, por ejemplo, los protozoos descritos en la parte sistemática *Euglena viridis* (fig. 9 c), *Polytoma uvella* (12 c), *Bodo putrinus* (17 c), *Trimastigamoeba phillippinensis* (16 e, f), diversas limaxamebas (28 a, 29 a) y *Pelomyxa palustris* (27 a), así como los ciliados *Colpidium colpoda* (77 c), *Paramecium putrium, Caenomorpha medusa* (82 k) y los suctorios *Sphaerophrya soliformis* (véase fig. 96 a). Los **mesosaprobios** se desarrollan en aguas en las cuales, junto a la desintegración de substancias orgánicas, tienen también lugar procesos oxidativos. Los mesosaprobios constituyen una rica fauna. De entre los flagelados pertenecen a los mesosaprobios la mayoría de las especies de *Euglena, Astrasia* y *Peranema trichophorum* (figs. 9. 10), muchas especies del género *Cryptomonas* (5 a), *Chilomonas paramecium* (5 b), varias especies de *Chlamydomonas* (13 d), *Gonium pectorale* (14 c), *Synura uvella* (2 g), *Bodo saltans* (17 e), los rizópodos *Chaos diffluens* (26 a), *Astramoeba radiosa* (27 d), *Thecamoeba ve-*

rrucosa (27 e), *Euglypha alveolata* (36 h) y *Actinosphaerium eichhornii* (32 a), los ciliados *Paramecium caudatum* (77 b), *Paramecium bursaria* (77 d), *Colpoda cucullus* (76 e), *Uronema marinum* (78 b), *Chilodonella cucullus* (74 h), *Lionotus fasciola* (75 g), *Urotricha farcta* (75 e), *Urocentrum turbo* (77 e), *Spirostomum ambiguum* (82 a), *Stentor coeruleus* y *S. polymorphus* (82 d), *Didinium nasutum* (74 b), *Coleps hirtus* (75 d), *Oxytricha fallax* (86 a), *Aspidisca lynceus* (86 g), *Vorticella campanula* (88 a) y *Carchesium polypinum* (88 e). Los **oligosaprobios** se desarrollan en aguas pobres en substancias orgánicas y ricas en minerales. A ellos pertenecen, por ejemplo, *Ceratium hirundinella* (6 d), especies de los géneros *Dinobryon* (2 l), *Eudorina* (14 e), *Volvox* (15 c, d), *Chromulina* (2 b) y *Mallomonas* (3 b), heliozoos del género *Acanthocystis* (33 g), y los ciliados *Nassula elegans* (74 g) y *Dileptus anser* (74 e). Todas las especies mencionadas pueden servir como indicadores geológicos para determinar el grado de ensuciamiento del agua.

Los **musgos** constituyen para algunos testáceos (figs. 36-38) un hábitat favorable, por ejemplo para los géneros *Difflugia*, *Euglypha* y *Centropyxis*, pero también para *Nebela*, y además para algunos flagelados y pequeños ciliados. Para poder dar a los protozoos el nombre de **protozoos terrestes** es preciso indicar su forma vegetativa en tierra, puesto que en pruebas del suelo pueden encontrarse quistes de todos los protozoos de vida libre. Puesto que los protozoos terrestres con frecuencia tienen distribución escasa, se pueden aumentar por medio de cultivos. De la diferencia de los resultados obtenidos con una prueba de suelos que previamente fueron tratados con ácido salicílico al 2 %, de manera que sólo sobrevivan los quistes de los protozoos, y una prueba de suelos sin tratar, se deduce (aunque el resultado no está libre de error) la presencia de los estadios vegetativos. Así, por ejemplo, se indicó la presencia de los siguientes géneros de flagelados: *Euglena, Astasia, Peranema, Oikomonas, Monas* y *Bodo*, además los rizópodos *Euglypha, Arcella, Difflugia, Centropyxis. Pelomyxis palustris, Thecamoeba verrucosa* y las limaxamebas, así como numerosos ciliados tales como *Paramecium, Colpoda, Nassula, Urotricha, Lacrymaria, Chilodonella, Colpidium, Glaucoma, Pleuronema, Uroleptus, Oxytricha, Urostyla, Stylonychia, Aspidisca* y *Vorticella*.

Como hábitats excepcionales de los protozoos cabe citar aún la espuma de los cercópidos (homópteros) para los ciliados y la superficie de los glaciares de las zonas polares y la alta montaña para el flagelado *Chlamydomonas nivalis*, que provoca el fenómeno llamado «nieve roja» debido a la formación de hematocromo.

Los protozoos como parásitos y causantes de enfermedades

En oposición a los protozoos de vida libre, las especies parásitas viven de forma continuada o discontinua dentro o sobre otro ser

viviente, el huésped. Sólo unos pocos protozoos tienen un huésped vegetal, pues casi todos los huéspedes de los protozoos parásitos son organismos animales que van desde el protozoo hasta los mamíferos más desarrollados, incluido el hombre. Si el organismo huésped no sufre ningún daño reconocible causado por el parásito, éste se denomina **comensal.** Si el huésped es perjudicado, o incluso muere, a causa del parásito, se habla de un **parásito patógeno,** es decir, que es causante de enfermedad. Si tanto el parásito como el huésped se benefician de la vida conjunta, se produce una **simbiosis.** Puesto que la mayoría de los parásitos mueren cuando muere su huésped, una elevada patogenicidad debe considerarse como una adaptación imperfecta entre parásito y huésped. Un parásito potencialmente patógeno no siempre es necesariamente patógeno. La patogénesis de una infección por parásitos depende de la virulencia, o sea, del grado de patogenicidad del parásito, y de la resistencia del huésped. La resistencia del huésped puede ser una resistencia natural, innata y específica de la especie, o bien se adquiere bajo el influjo de la infección. En este caso se denomina inmunidad. La resistencia del huésped puede estar dirigida contra el efecto tóxico de un parásito o contra el parásito mismo, y conduce entonces o bien a la resistencia al veneno o a una reducción del alejamiento del ataque del parásito. Esto tiene lugar mediante la formación de anticuerpos, que va dirigida específicamente contra los antígenos del parásito y sus secreciones, o bien mediante reacciones celulares de defensa que, en la mayoría de los casos, conducen a la muerte o a la fagocitosis del parásito. La prueba del anticuerpo específico en la sangre del huésped encuentra una aplicación muy amplia para el diagnóstico de la infección.

Para el parásito las reacciones del huésped significan un cambio constante de su medio ambiente y, por su parte, debe reaccionar ante ellas para sobrevivir. Así, las relaciones recíprocas entre el huésped y el parásito con frecuencia dan por resultado un acontecimiento biológico complejo que es mucho más complicado que la ecología de las especies de vida libre. A ello viene a añadirse el hecho de que algunos parásitos se desarrollan en hábitats diversos, por ejemplo alternan entre la sangre y los tejidos de un vertebrado huésped y el intestino o las glándulas salivales de un artrópodo o de una sanguijuela. Con ello, la morfología funcional va ligada con un cambio, a menudo importante, del metabolismo del parásito. En este terreno quedan todavía mucho problemas por resolver. En la mayoría de los casos, sólo conocemos la imagen externa de un curso infeccioso.

Los parásitos se encuentran en todas las clases de protozoos. Los esporozoos son exclusivamente parásitos. Se calcula que una quinta parte de todos los protozoos son parásitos. Si viven en el exterior, sobre sus huéspedes, son ectoparásitos. Debido a que los protozoos dependen de un grado de humedad suficiente en su hábitat, sólo exis-

ten ectoparásitos en los animales acuáticos. Los endoparásitos se diferencian, según el sistema de órganos atacado, en protozoos de la sangre o de los tejidos o en parásitos de las cavidades abiertas del cuerpo. A estas cavidades pertenecen todo el tracto digestivo, el sistema urogenital y las fosas nasales. No obstante, algunos parásitos no se desarrollan exclusivamente en una única zona de infección de su huésped, sino que pueden atacar varios sistemas de órganos, como puede comprobarse en los ejemplos siguientes.

Flagelados parásitos

De entre los flagelados del orden criptomonadinos, el género **Chrysidella** incluye especies que viven como simbiontes en los radiolarios foraminíferos, pero también en las esponjas y actinias. Entre estas especies cabe citar a *Chrysidella schaudinni* (fig. 5 h), parásito de *Peneroplis pertusus* (fig. 40 b). El huésped proporciona un hábitat a estas zooxantelas y el parásito proporciona al huésped sus productos de asimilación. En qué modo puede el parasitismo no sólo cambiar la morfología, sino también todo el desarrollo de los protozoos lo demuestran los ejemplos ya estudiados de los dinoflagelados parásitos *Haplozoon clymenellae* (fig. 6 l-o), del intestino de los poliquetos, y *Blastodinium spinulosum* (fig. 7 e-g), parásito de los copépodos. Sólo las zoósporas flageladas poseen el aspecto externo de los dinoflagelados.
Los flagelados más importantes desde el punto de vista médico y económico pertenecen a los protomonadinos. *Costia necatrix* (fig. 17 a) es un parásito de la piel en los peces. Los parásitos, que se adhieren fuertemente al huésped por la base del flagelo, utilizándola como ventosa, pueden ocasionar grandes pérdidas en las truchas, carpas y doradillas, especialmente entre los animales jóvenes, debido a su desarrollo masivo también en las branquias. Los flagelados parásitos más importantes, y los más interesantes desde el punto de vista biológico, son los tripanosomátidos. Puede considerarse como su forma fundamental la forma promastigota o leptomonas, parásita en el intestino de huéspedes invertebrados. *Leptomonas ctenocephali*, del intestino de la pulga del perro (fig. 17 b) es un ejemplo. Mediante el desplazamiento del cinetoplasto a la proximidad del núcleo se origina la forma epimastigota o critidia (figura 17 c). La transmisión se realiza mediante la expulsión de los parásitos con las heces del huésped, en lo que aparecen también estadios amastigotas como expresión de un polimorfismo (fig. 23 b). Cuando tales huéspedes artrópodos son chupadores de sangre, hay la posibilidad de una adaptación del parásito al donador de sangre. Numerosos ejemplos demuestran que esta adaptación puede realizarse de formas diversas. En el intestino del melófago de la oveja (o mosca del carnero) *Melophagus ovinus* se desarrollan formas epimastigotas en grandes masas. Con la picadura de los melófagos infectados, los parásitos llegan a la sangre de la oveja a través de las mucosas y allí, mediante desplazamiento del cinetoplasto al extremo de la célula, pasan a la forma tripanosoma. Pero parecé que estos estadios tripomastigotas de *Trypanosoma melophagium* sólo pueden sobrevivir en la sangre del huésped vertebrado, pero no reproducirse. En la especie *Trypanosoma theileri* (fig. 17 d), morfológicamente parecida pero de mayor tamaño, que en la forma epimastigota vive principalmente en el intestino de los tábanos, se produce una multiplicación de los parásitos en la sangre del ganado vacuno, en especial al principio de la infección. Una multiplicación muy abundante en la sangre del huésped vertebrado puede observarse en *Trypanosoma lewisi*, un parásito de la rata, que se transmite por la picadura de pulgas infectadas. Sólo la formación de un anticuerpo inhibidor de la división, la ablastina, puede parar la multiplicación en la sangre de la rata.
Los tripanosomas constituyen un grupo de parásitos muy extendido en el reino animal, que desarrolla una gran variedad de especies en la sangre de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, y produce en general infecciones no patógenas. Los huéspedes invertebrados son principalmente artrópodos hematófagos o sanguijuelas. Sólo el género *Phytomonas*, morfológicamente parecido a la forma leptomonas, se desarrolla en la savia de las plantas, especialmente las euforbias, transmitido por las chinches.
Gran importancia médica y económica debe atribuirse a los tripanosomas que pueden incluirse en el grupo de formas de *Trypanosoma brucei*. Estos tripanosomas tienen además un interés biológico. *Trypanosoma brucei* vive en la forma tripomastigota en la sangre de animales salvajes africanos tales como los antílopes, las cebras, los búfalos y los elefantes, sin que tengan un efecto patógeno reconocible. Esta adaptación entre el huésped y el parásito no existe en los animales domésticos. En particular los caballos, los asnos, los camellos y los perros y gatos son atacados con frecuencia mortalmente. El ganado vacuno y los cerdos, pero en especial las ovejas y cabras, son más resistentes a la infección, mientras que en el hombre la infección no se desarrolla. La infección se produce por mediación de la mosca *Glossina* (mosca tsetsé); en ella, después de la ingestión de sangre infectada se produce una multiplicación de los parásitos en el intestino, tras lo cual éstos emigran a las glándulas salivales, de donde se continúan multiplicando en la forma epimastigota y, finalmente, pasan de nuevo a la forma tripomastigota infecciosa, que es transmitida al huésped vertebrado por la picadura. En contraposición a los ejemplos de *Trypanosoma melophagium, T. theileri* y *T. lewisi*, en *Glossina* la transmisión se efectúa por la picadura, lo cual corresponde a la transmisión de *Phytomonas* por las chinches. Los tripanosomas que son transmitidos con la saliva infectada, mediante la picadura, se denominan **salivarios,** a

diferencia de los **estercorarios,** que son expulsados con las heces del transmisor. Desde el punto de vista biológico, los estercorarios son parásitos naturales de sus huéspedes invertebrados, mientras que los salivarios representan una adaptación posterior debida al parasitismo. Las glosinas no son huéspedes originarios de *T. brucei,* y por ello la infección sólo se desarrolla en un reducido porcentaje de glosinas, mientras que la misma mosca presenta en *Trypanosoma grayi,* una especie de tripanosoma parásita del cocodrilo, la forma de desarrollo natural dirigida hacia abajo por el intestino. La infección se produce en las mucosas bucales del cocodrilo por los excrementos de la mosca o al ser mordida ésta por el reptil.

Aparte de las pérdidas económicas que produce entre los animales domésticos, la infección por *T. brucei* merece nuestro interés porque de ella se derivan dos especies o subespecies que concuerdan morfológicamente con *T. brucei* y que son infecciosas para el hombre: *Trypanosoma gambiense* (fig. 18 c) en el oeste, y *T. rhodesiense* en el este del África ecuatorial. Ambas son causantes de la **enfermedad del sueño africana** y, como *T. brucei,* son transmitidas por la picadura de la mosca tsetsé. Sólo del 1-5 % de las moscas tsetsé son infecciosas. Si el intercambio natural entre la mosca y el huésped vertebrado, con varios pasos de sangre del uno al otro, se interrumpe durante un largo período de tiempo sólo en el huésped vertebrado, la posibilidad de desarrollo en los artópodos puede perderse por completo. Este descubrimiento recuerda el comportamiento determinado extracarióticamente de la modificación durable de *Chlamydomonas rheinhardi* en las cepas que necesitan estreptomicina, la cual depende de los genes del DNA de los mitocondrios. En los tripanosomas es evidente que el DNA del cinetoplasto adquiere importancia. Las cepas que han perdido este DNA no pueden desarrollarse en el huésped artrópodo. La transformación filogenética de *T. brucëi* en *T. gambiense* y *T. rhodesiense* se llevó a cabo probablemente en tiempos diferentes. En *T. gambiense* hay una mejor adaptación entre el hombre y el parásito. El curso de la enfermedad es menos virulento que en la infección por *T. rhodesiense.* También, como la infección originaria por *T. brucei,* la infección por *T. rhodesiense* tiene su reserva en los animales salvajes africanos. Para *T. rhodesiense* se reconoció como portador de la infección a una especie de antílope, el antílope jeroglífico.

La infección del hombre con *T. gambiense* puede reconocerse en la sangre después de una semana. Se produce un cambio periódico de la multiplicación del parásito con una subsiguiente destrucción mediante anticuerpos específicos del huésped, en la que el parásito cambia cada vez su carácter antígeno en la siguiente fase de multiplicación para eliminar la acción del anticuerpo. A este proceso va ligada una alternancia de períodos de fiebre. Debido al paso al sistema linfático se produce, como síntoma típico, la hinchazón de los ganglios linfáticos. Finalmente es también infectado el sistema

nervioso central. Tras estas fases de infección, y debido a las lesiones tóxicas, se produce la enfermedad del sueño y el enfermo pronto ya no es capaz de tomar alimento por sí mismo si no se detiene el curso de la infección con la actual quimioterapia, muy eficaz.

Debido a la adaptación a otros transmisores pueden presentarse también transmisores del tipo *T. brucei* fuera de la zona de la glosina centroafricana. Los tripanosomas que son transmitidos por otros mosquitos, por tabánidos (*Haematopota, Chrysops*) y *Stomoxys,* reciben el nombre de *Trypanosoma evansi.* En el cambio rápido de un animal a otro se produce una inoculación puramente mecánica en el acto de la picadura. *T. evansi* es especialmente patógeno para los caballos, mulas y camellos, y no sólo se presenta en África central, sino también en otros lugares: Madagascar, Asia anterior, India, Siam, Java y América Central y del Sur. La enfermedad llamada **surra** es también letal y ataca al sistema nervioso central. En *Trypanosoma equiperdum* se produjo otra adaptación parasitológica. Esta especie de tripanosoma causa en los caballos, asnos y mulas una infección de las mucosas genitales, además de invadir los sistemas circulatorio, linfático y nervioso. Con esto los tripanosomas ya no necesitan un transmisor artrópodo. La enfermedad se convierte en una enfermedad venérea, la **durina,** que se transmite con el coito. Otra variante es *Trypanosoma equinum.* En contraposición a *T. evansi* y *T. brucei,* aquí falta siempre la parte central de DNA en el cinetoplasto. La transmisión se efectúa mecánicamente por la picadura de tabánidos, y en Sudamérica también por la mordedura de vampiros hematófagos. Esta enfermedad, que se desarrolla especialmente en los caballos en la sangre y en el sistema nervioso central, se denomina **mal de caderas.** De entre los animales salvajes, los capibaras son atacados también por esta infección. Todas las tripanosomiasis descritas ponen de manifiesto el hecho biológicamente interesante del cambio que filogenéticamente puede experimentar un parásito.

La **nagana,** una enfermedad de los animales domésticos en África, es producida por tripanosomas que se diferencian morfológicamente de *T. brucei: Trypanosoma vivax* y *Trypanosoma congolense.* También son transmitidos por glosinas pero no se desarrollan en las glándulas salivales de las moscas tsetsé transmisoras. En *T. congolense* se produce en primer lugar una infección del intestino medio, que luego pasa a la probóscide. En *T. vivax* sólo es atacada la probóscide.

A diferencia de los ejemplos descritos hasta aquí, en los que en el huésped vertebrado se presenta siempre la forma tripomastigota del parásito, las leishmanias presentan siempre en el huésped la forma amastigota (fig. 18 d), mientras que la multiplicación en el intestino del insecto transmisor tiene lugar en la forma flagelada promastigota (fig. 17 b). Las leishmanias son también patógenas para el hombre. La especie extendida ya en la zona del Mediterráneo, *Leish-*

mania tropica, es un parásito de la piel que en el lugar de la picadura de los pequeños *Phlebotomus* transmisores (psicódidos) producen una úlcera local, llamada **úlcera oriental** o **botón de Oriente.** Parecida pero más penosa y con tendencia a extenderse por las mucosas bucales y nasales es la infección con *Leishmania braziliensis,* de Centro y Sudamérica, mientras que *Leishmania donovani* (figura 18 d), causante de la peligrosa enfermedad **kala-azar,** principalmente en la India y en el área mediterránea, se desarrolla, como parásito de los tejidos, en la medula ósea, así como en el bazo y en el hígado, y causa una considerable hinchazón de este último órgano. La transmisión de las leishmanias promastigotas por *Phlebotomus* se realiza principalmente cuando por una abundante multiplicación de los parásitos en el estómago del insecto queda bloqueada la ingestión de sangre y los parásitos son vomitados en el momento de la picadura.

Otro tipo de infección del huésped vertebrado es la infección del hombre con *Trypanosoma cruzi,* el causante de la **enfermedad de Chagas** en Sur y Centroamérica. *T. cruzi* es transmitido por grandes chinches «asesinas» (redúvidos) de los géneros *Triatoma* y *Rhodnius,* que chupan la sangre por la noche; en ellos la infección del hombre es causada por las heces de las chinches sobre la herida producida por la picadura. La peculiaridad del desarrollo de este parásito en el hombre consiste en la aparición del estadio tripomastigota en la sangre, que, no obstante, aquí no es capaz de dividirse, y el paso periódico a la forma amastigota principalmente en la musculatura, incluso en el corazón, en donde tiene lugar la multiplicación.

Mientras que los tripanosomátidos son parásitos de la sangre y los tejidos del huésped vertebrado, los demás flagelados parásitos infectan las cavidades del cuerpo abiertas, especialmente el intestino. Los flagelados intestinales más extendidos son los tricomonádidos (figura 19), que con una considerable cantidad de especies se encuentran como comensales en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Habitan en los segmentos intestinales poblados por bacterias, o sea el ciego, el intestino grueso y el recto, y en los rumiantes también en la panza, y en la cavidad bucal. Lo mismo que en todos los protozoos intestinales, la alimentación vegetal produce un mayor desarrollo de los tricomonádidos que la alimentación a base de carne. La abundancia de almidón en la alimentación favorece el desarrollo de los protozoos. Con frecuencia una especie huésped puede ser atacada por varias especies de *Trichomonas.* En el hombre se han descrito cinco especies morfológicamente diferenciables, entre ellas una como parásito bucal y otra, *Trichomonas vaginalis* (figura 19 d), como infección genital. Esta infección con *T. vaginalis* puede producir en la mujer inflamaciones de la vagina y flujo. En el hombre la infección acostumbra mantenerse en estado latente. La transmisión suele realizarse con el acto sexual. Mucho más patógena es la infección urogenital del ganado vacuno con *Tritrichomonas foetus* (fig. 19 c), en la que el ataque del parásito puede extenderse y producir la infección de los órganos internos del feto y, con ello, el aborto. Puesto que la transmisión también se realiza con el coito, para evitar la enfermedad sólo deben utilizarse toros libres de *Trichomonas.*

Todavía otra especie de *Trichomonas* puede tener actividad patógena. *Trichomonas gallinae (T. hepatica),* un parásito de la cavidad bucal y del buche, principalmente en las gallinas. En particular en las palomas jóvenes se originan en la región del buche incrustaciones diftéricas, con paso de los parásitos hasta numerosos órganos internos en los que se forman agrupaciones necróticas de efecto letal. Así, los tricomonádidos coinciden con los tripanosomátidos, en los que también entre numerosas especies apatógenas sólo algunas de ellas se han convertido en agentes causantes de enfermedades.

En cuanto a otros flagelados parásitos pertenecientes a los protomonadinos, nos remitimos a las figuras 1 a, 17 g y h, 18 f y g, y 19 a, b y e. Las lamblias ocupan una posición especial como parásitos del intestino delgado. Un ejemplo es *Lamblia intestinalis* (figura 18 h), un parásito del hombre que se fija a las vellosidades del intestino delgado por medio de una ventosa fibrilar (fig. 117 a) y a veces produce efectos disentéricos. El grupo de flagelados intestinales más interesantes desde el punto de vista biológico es el de los polimastiginos (figs. 20, 21), que se encuentran en los termes, comedores de madera, y en las cucarachas, y que viven en íntima **simbiosis** con sus huéspedes. Los termes proporcionan un espacio vital al parásito, sin el cual éste no puede desarrollarse. Mediante una elevación transitoria de la temperatura o del contenido de oxígeno, los termes pueden ser liberados de los flagelados, pero pronto mueren, pues por falta de celulasa no pueden digerir el alimento que han tomado. Necesitan a los polimastiginos, de cuya sustancia corporal y de cuyos productos del metabolismo ellos se sustentan.

Rizópodos parásitos

De entre los rizópodos, numerosas amebas, así como los piroplásmidos, viven de forma parasitaria. En concordancia con los tricomonádidos, las amebas parásitas son comensales muy extendidos del lumen intestinal, poblado por bacterias. Se presentan en los artrópodos, sanguijuelas, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, y una especie huésped puede ser infectada por varias especies de amebas. En el intestino humano se conocen *Entamoeba histolytica* (figuras 1 e, 29 e), *Entamoeba hartmanni, Entamoeba coli, Dientamoeba fragilis* (29 d). *Endolima nana* (29 c) y *Jodamoeba bütschlii* (29 b), y en la boca del hombre *Entamoeba gingivalis.* Y, lo mismo

que en los tricomonádidos, sólo unas pocas especies de ameba son patógenas. Entre estas últimas figura en primera línea *Entamoeba histolytica* como causante de la **disentería amebiana.** La infección del hombre con *E. histolytica* demuestra bien claramente que la infección con un parásito patógeno no necesariamente conduce a la enfermedad. Como en las demás amebas intestinales, tras la ingestión de los quistes por vía oral se desarrolla la infección en el lumen intestinal por la multiplicación de la forma minuta (resistente) vegetativa, de unos 15 µm de tamaño, de la que pueden originarse nuevos quistes (fig. 156, abajo). El paso de la ameba a la pared intestinal se realiza cuando el hombre vive en un clima cálido y cuando

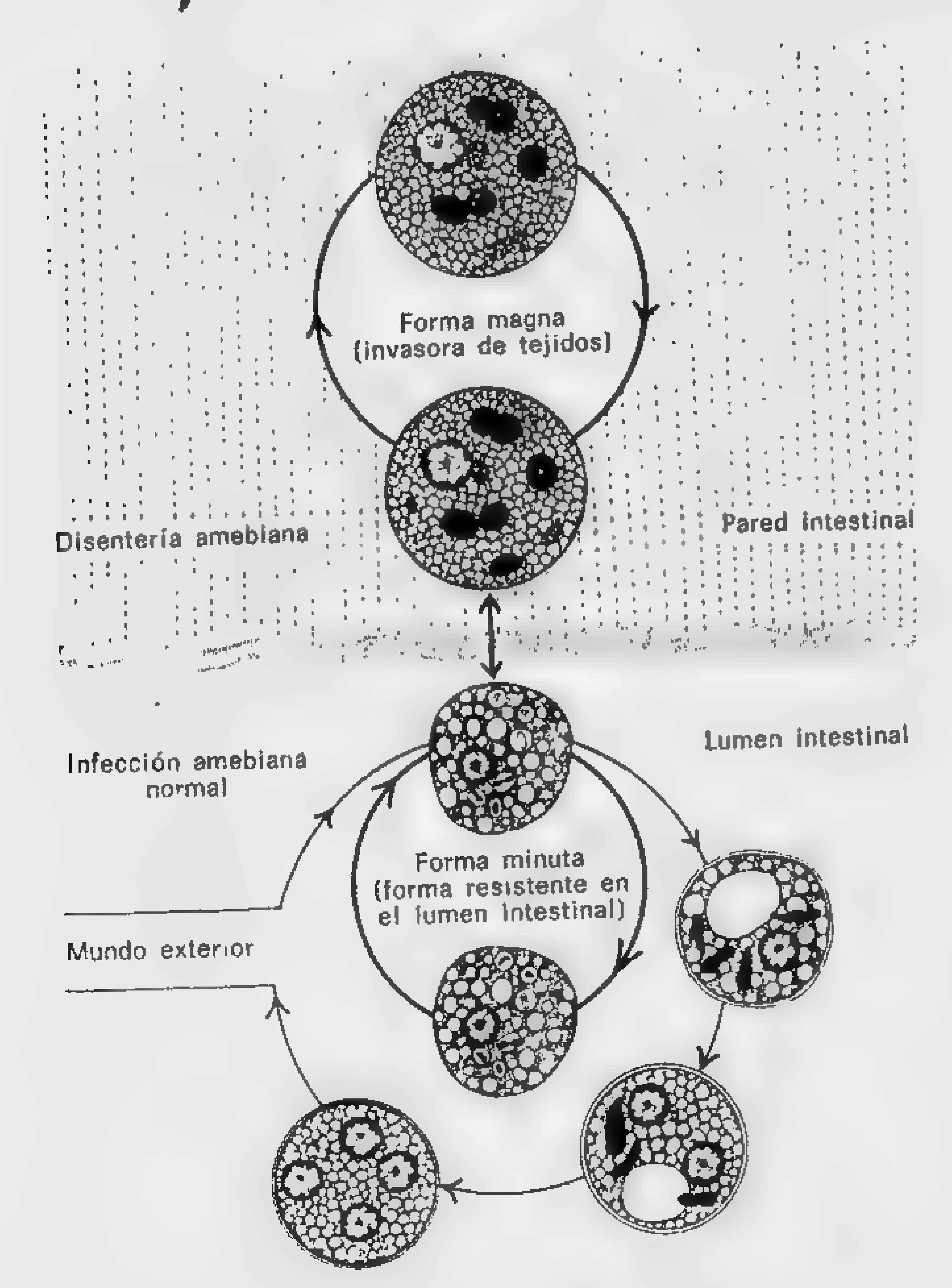


FIG. 156. *Entamoeba histolytica*, desarrollo en el lumen intestinal y en el tejido intestinal (disentería amebiana).

además hay otros factores, por ejemplo intoxicaciones bacterianas, que debilitan la resistencia de la pared intestinal. Entonces, por histólisis del tejido intestinal, se forman úlceras locales en la misma, lo cual puede atribuirse a la excreción de enzimas proteolíticos por parte de la ameba. Bajo estas condiciones de vida alteradas, la ameba alcanza un tamaño de 20 a 30 µm y se convierte en la forma magna (invasora de tejidos), que fagocita eritrocitos (fig. 156, arriba, y fig. 1 e). La virulencia de las amebas consiste pues evidentemente en la tendencia a excretar enzimas proteolíticos y a la digestión extracelular, contrariamente a la digestión usual intracelular en las vacuolas digestivas. Desde las úlceras intestinales originadas por la disentería amebiana los parásitos pueden pasar a la sangre y al sistema linfático, tras lo cual se producen metástasis en el hígado, con nuevas poblaciones infecciosas que pueden desarrollarse en grandes abscesos al producirse la necrosis del tejido. La disentería amebiana es, junto con la malaria, la enfermedad humana más importante causada por protozoos, la cual ha sido también observada repetidamente en los antropomorfos en los parques zoológicos. Igual que la disentería amebiana del hombre es la disentería amebiana de los reptiles, debida a la infección con *Entamoeba invadens*. Mientras que en las tortugas en general sólo produce una infección intestinal corriente, sin otros síntomas, el ataque de *E. invadens* es altamente patógeno en las serpientes y lagartos. La infección es en ellos casi siempre letal y afecta a la pared intestinal y al hígado, pero también a otros órganos, por ejemplo los riñones y el páncreas. En estas condiciones las tortugas deben considerarse como los verdaderos huéspedes de *E. invadens.*

También las amebas de vida libre del tipo de los géneros *Hartmanella* o *Acanthamoeba* (fig. 29 a), así como de la mastigameba *Naegleria* (fig. 17 k, l), pueden infectar al hombre y causarle graves enfermedades. Las amebas que entran por la nariz al bañarse y nadar se encuentran primariamente en la mucosa nasal. Luego, en el curso de la infección, queda afectado el sistema nervioso central. Los procesos de inflamación que allí se inician constituyen un cuadro clínico de meningoencefalitis aguda. La infección, que en pocos días produce entonces la muerte, puede observarse, en vida, en el *liquor cerebrospinalis.*

Los piroplásmidos son todos parásitos. Debido a su presencia en los eritrocitos de los huéspedes vertebrados se incluyeron a menudo con los parásitos de la malaria, pero en los piroplásmidos no existen procesos sexuales ni la subsiguiente esporogonia. Las babesias, casi siempre piriformes, parásitos ameboides de los glóbulos rojos, se multiplican por bipartición (fig. 30 a-c), raramente por división cuádruple, con lo cual se destruye el eritrocito. Esto produce la enfermedad del huésped, con fiebre, anemia y excreción de hemoglobina con la orina (hemoglobinuria). *Babesia bovis* causa la **hemoglobinuria** del ganado vacuno. Más importante todavía es la **fiebre**

de Texas del ganado causada por *B. bigemina* (fig. 30 a-c) en los países cálidos. Otros animales domésticos y salvajes pueden también padecer infecciones por babesias. La transmisión se realiza por medio de garrapatas, con desarrollo primario de los parásitos en la pared intestinal. Debido a la infección subsiguiente de los huevos, la siguiente generación de garrapatas es infecciosa. La transmisión tiene lugar por la picadura de las garrapatas. *Theileria* es primariamente parásito del sistema linfático en el huésped vertebrado. Su multiplicación es también una esquizogonia. Después de atacar a los linfocitos (fig. 30 d), finalmente se presentan también estadios parásitos en los eritrocitos (fig. 30 e), los cuales, al ser tomados por una garrapata adecuada, penetran en las glándulas salivales y se multiplican, y son transmitidos por la picadura del siguiente estadio de garrapatas. La enfermedad económicamente más importante, y casi siempre letal, es la **fiebre de la Costa Oriental** del ganado vacuno, causada por *Theileria parva*. Pero también otras especies pueden atacar al ganado o a otras especies animales, causando la infección y la enfermedad. Si bien el hombre posee una resistencia natural frente a los piroplásmeos, no obstante, después de la pérdida del bazo se han registrado casos mortales por infección con *Babesia bovis*.

Esporozoos

Todos los esporozoos son parásitos. Las relaciones biológicas con su desarrollo fueron expuestas ya ampliamente en la parte sistemática, así que aquí expondremos especialmente sus efectos clínicos. Si bien las gregarinas (figs. 46-52) a menudo se presentan masivamente en sus huéspedes invertebrados, no se han observado efectos perjudiciales de las infecciones. No ocurre lo mismo con los coccidios, que viven intracelularmente y en los cuales las infecciones graves destruyen gran cantidad de células del huésped pero las infecciones leves no producen enfermedades reconocibles. En particular los eimerideos pueden causar graves enfermedades en los animales atacados cuando, bajo condiciones externas favorables, sufren infecciones fuertes. Puesto que tales infecciones se contagian por vía oral mediante los oocistos (fig. 57), las charcas de agua estancada, por ejemplo, pueden originar la diarrea roja causada por *Eimeria zürnii*, que puede producirles la muerte al cabo de 5-10 días. Otros coccidios del ganado son menos patógenos (p. ej., figura 57 g, h). Con un ataque intensivo de las gallinas, la especie *Eimeria tenella* puede causar una enfermedad mortal en los polluelos. En el ataque a los conejos, *Eimeria stiedae* (fig. 57 a, b) causa a menudo grandes pérdidas con la infección de los conductos biliares, mientras que los coccidios intestinales (fig. 57 c-e) tienen menor importancia. En los peces puede producirse una agrupación

masiva de los oocistos en la vejiga natatoria y con ello una incapacidad de natación, con efectos letales. Los coccidios son parásitos ampliamente extendidos entre los artrópodos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. A menudo una especie huésped puede ser atacada por varias especies parásitas, aunque todas las especies de coccidios son muy específicas. En el hombre, la especie *Isospora belli* causa sólo pequeñas molestias intestinales. En contraposición a los eimerideos, los hemosporidios, como agentes causantes de la **malaria,** o **paludismo,** tienen la mayor importancia patógena para el hombre.

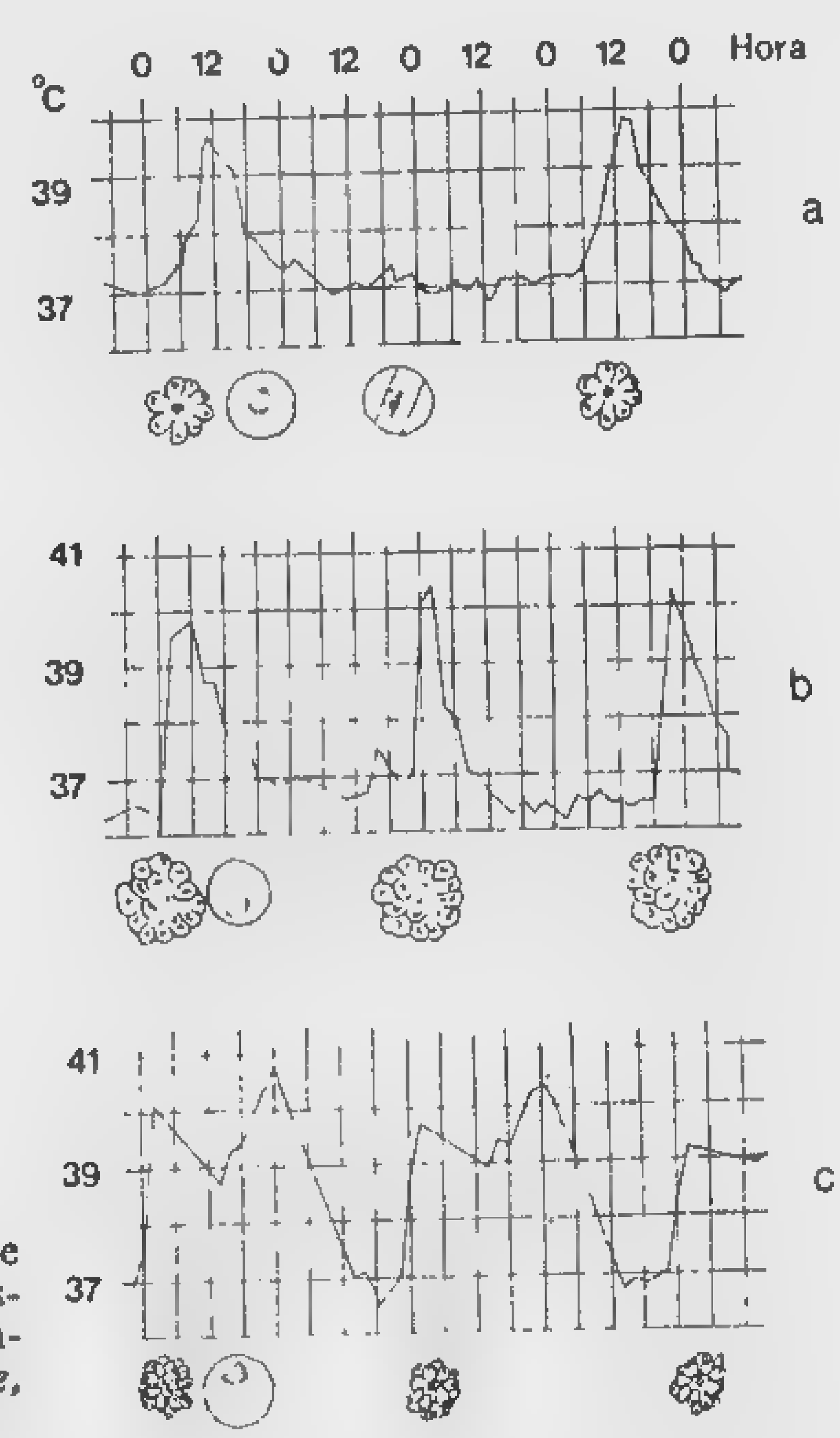


Fig. 157. Dependencia del ataque de fiebre, en la malaria, de la esquizogonia eritrocítica del agente patógeno. **a** *Plasmodium malariae*, **b** *P. vivax*, **c** *P. falciparum*.

El desarrollo de los parásitos de la malaria se ha representado ya con detalle en las figuras 60 y 140. La figura 157 representa gráficamente la relación entre el efecto clínico y el desarrollo del parásito en las infecciones humanas de malaria. En ellas es la esquizogonia en la sangre la que determina el cuadro clínico. Después del proceso de esquizogonia se destruyen los eritrocitos infectados y se liberan los detritos del parásito, sus productos del metabolismo y el

resto de la sustancia eritrocítica, con lo cual se inicia la fiebre. Por medio del curso sincrónico de la esquizogonia, en la infección con *Plasmodium malariae* (**malaria** o **fiebre cuartana**, figs. 157 a y 61 a-d), y debido a la duración de 72 horas del período de desarrollo de los esquizontes, se presenta un ataque de fiebre cada 3 días; en la infección con *P. vivax* (**malaria** o **fiebre terciana**, figs. 157 b y 61 g-k) cada 48 horas. Lo mismo es válido para *P. falciparum* (**malaria tropical**, figs. 157 c y 61 e-f), sólo que aquí la fiebre dura más por haber una sincronización menor. La malaria es la enfermedad humana producida por protozoos más importante. Ha decidido muchas guerras y ha hecho inhabitables grandes regiones pantanosas debido a su dependencia de la presencia del mosquito *Anopheles*, que es el transmisor. Sin embargo, la extensión geográfica de la malaria no sólo depende de la existencia del mosquito transmisor, sino también de la temperatura, que es necesaria para el desarrollo de los plasmodios en el huésped artrópodo. En este desarrollo, con el paso del parásito a las glándulas salivales del mosquito se demuestra que éste no debe considerarse como el huésped original de los plasmodios, ya que el desarrollo natural de los coccidios también en los artrópodos está dirigido hacia abajo por el intestino (fig. 56). La especie más peligrosa es *P. falciparum* (malaria tropical), cuyos esquizontes producen la obstrucción de los capilares sanguíneos, especialmente en el cerebro, y con ello el coma, es decir, una profunda inconsciencia. Existen medicamentos eficaces para combatir la infección, y con ello la enfermedad, así como de evitarla profilácticamente, pero la infección de las células parenquimáticas del hígado (fig. 50 f, g) es mucho más difícil de combatir, y, tanto en la fiebre cuartana como en la terciana, puede continuar siendo durante un tiempo determinado la base de una nueva recaída.

Del mismo modo que el efecto patógeno de las especies que causan la malaria en el hombre es variable, también las demás infecciones con hemosporidios que atacan a los reptiles, aves y mamíferos presentan considerables diferencias. Con ello se demuestra que los hemosporidios, al igual que los coccidios, poseen una gran especificidad para el huésped, de forma que, en el mejor de los casos, sólo es posible la transmisión a especies de huéspedes estrechamente emparentados. Esto es también válido para el ciclo de *Toxoplasma gondii* en los felinos del género *Felis* (fig. 62 a-q). Este extraño parásito sólo desarrolla una marcada especificidad para los órganos y el huésped en lo que concierne al huésped secundario (fig. 62 r-t), pudiendo ser atacados principalmente numerosos mamíferos, pero también aves y reptiles. En el hombre la transmisión intrauterina de la infección puede causar el aborto o graves enfermedades en el niño. Debido a la afinidad del parásito por el sistema nervioso central, puede presentarse la hidrocefalia, la encefalomielitis y la coriorretinitis. También en los adultos la infección por vía oral de la **toxoplasmosis** puede producir la encefalomielitis, así como la neumonía, la hepatitis y otras enfermedades, si bien la mayoría de las infecciones permanecen en estado latente. Por el contrario, el ataque a la musculatura de numerosos animales y, en ocasiones, también del hombre, por parte de los sarcosporidios (fig. 64), emparentados de cerca con los toxoplásmidos, es mucho más grave.

De entre los cnidosporidios, algunos mixosporidios (figs. 65-67) pueden causar una infección mortal en los peces, o, en el caso de que éstos sobrevivan, pueden hacerlos inadecuados para el consumo humano debido a la gran cantidad de poblaciones infecciosas que se encuentran en la musculatura, por ejemplo en la **psorospermosis** de los barbos, producida por *Myxobolus pfeifferi* (figs. 66, 67). De entre las infecciones de los artrópodos producidas por microsporidios tienen especial importancia económica la **pebrina** del gusano de seda, producida por *Nosema bombycis* (fig. 70 a) y la **nosemosis** de las abejas, producida por *Nosema apis*. En el hombre sólo produce infección el ataque de *Pneumocystis carinii* (haplosporidios, fig. 72), principalmente en nacimientos prematuros. Como ya se explicó en otro lugar, la infección, con el cuadro clínico de una **neumonía intersticial**, puede producir en el recién nacido la muerte por asfixia.

Ciliados parásitos

Los protociliados de los anuros (fig. 73 a-d) son evidentemente comensales que no producen efectos clínicos. De entre los holotricos, *Chilodonella cyprini* (parecido a fig. 74 a), como ectoparásito, puede causar daños en la piel mientras que *Ichthiophthirius multiplus* (figura 93 e-g) puede penetrar en la piel sana de los peces y con ello posibilitar el desarrollo de bacterias y hongos. Por ello esta infección puede convertirse en epidemia en los criaderos de peces y en los acuarios. *Trichodina domerguei* (peritricos, fig. 87 c) causa en la piel, en las branquias e incluso en la vejiga natatoria de las truchas lesiones en los epitelios y mata a las crías. Los tigmotricos (fig. 79) son parásitos que hunden profundamente su trompa chupadora en las branquias y en la cavidad del manto de sus huéspedes moluscos, aunque por ejemplo *Spirochona gemmipara* (fig. 90 a) utiliza las branquias de *Gammarus pulex* sólo como base y con ello utiliza al huésped como vehículo, o sea que es un **epibionte**. Los astomados (figura 80) son parásitos intestinales sin boca de los oligoquetos, que no producen efectos perjudiciales.

También son comensales inofensivos casi todos los ciliados que se encuentran como parásitos intestinales en los animales terrestres, principalmente en los artrópodos y vertebrados, por ejemplo los holotricos *Paraisotricha colpoidea, Isotricha prostoma* y *Cyathodinium piriforme* (fig. 76 b-d) o la especie espirotrica *Nyctotherus ovalis* (fig. 82 h). Asimismo, el ciliado *Balantidium coli* (fig. 1 c, d) es

un comensal inofensivo en su huésped natural, el cerdo, pero puede ser transmitido al hombre, que es por tanto un huésped secundario. En el intestino humano *B. coli* vive casi siempre como un parásito del lumen intestinal. Como en la infección por *Entamoeba histolytica,* ciertos factores pueden sin embargo promover un ataque a la pared intestinal. *Balantidium* puede causar la destrucción de los tejidos con formación de úlceras, enfermedad llamada **balantidiosis** y que a menudo produce la muerte más rápidamente que la disentería amebiana.

La asombrosa riqueza en entodiniomorfos (fig. 84) existentes en la panza de los rumiantes hizo pensar que estos ciliados especializados tenían la misma importancia que los polimastiginos de los termes, comedores de madera. Sin embargo, tras la eliminación de los ciliados con sulfato de cobre los huéspedes se desarrollan igualmente bien que con la fauna de ciliados. La digestión de la celulosa es aquí bacteriana. Los ciliados son comensales y dependen de la presencia de almidón asequible en el alimento vegetal, pero sirven al transporte del contenido de la panza de sus huéspedes como proveedores de albúmina.

Hiperparasitismo y los parásitos de los protozoos

De varios de los ejemplos que hemos presentado se ve claramente que los protozoos parásitos a veces no se han adaptado a un solo huésped, sino que pueden cambiar de huésped. Tal adaptación a nuevos huéspedes se presenta en el hiperparasitismo, en el cual los protozoos parásitos pueden convertirse en parásitos de otros parásitos del mismo huésped. *Lamblia muris* y *Trichomonas muris,* parásitos intestinales frecuentes en las ratas, pueden desarrollarse también en los nematodos parásitos de la rata. También diversos microsporidios se desarrollan en trematodos y cestodos de sus huéspedes. Una especie de *Hexamita* (protomonadinos, parecido a *Octomitus,* fig. 18 g), originariamente un flagelado intestinal, se desarrolla en la actualidad en un trematodo de la anguila mejor que en su huésped primario. Con ello, el parásito del lumen intestinal de la anguila se ha convertido en un parásito de los órganos sexuales del gusano y produce infección en el útero y oviducto, en el receptáculo seminal y en los huevos.

Que los protozoos pueden ser parásitos de otros protozoos lo demostró ya el ejemplo de *Tachyblaston ephelotensis* en *Ephelota gemmipara* (fig. 96 e-o), así como la infección del foraminífero *Peneroplis pertusus* (fig. 40 b) por el criptomonadino *Chrysidella schaudinni* (figura 5 h). *Entamoeba paulista,* de forma parecida a *Entamoeba ranarum* (fig. 29 f), es un parásito del citoplasma de numerosos protoopalinos, principalmente en las especies del género *Zelleriella* (figura 73). Varios radiolarios pueden desarrollarse en los radiola-

rios y ciliados (tintínidos), lo mismo que las zooclorelas (algas) en las amebas, testáceos y ciliados, por ejemplo en *Paramecium bursaria* (fig. 77 d). Las zooxantelas, casi siempre de color pardusco, se encuentran principalmente en los protozoos marinos, en radiolarios y foraminíferos. Pero también los hongos (p. ej., *Sphaerophrya*) y bacterias son parásitos de los protozoos, por ejemplo los simbiontes kappa de los paramecios «killer» (fig. 154) y las bacterias simbiónticas de la ameba *Pelomyxa palustris* (fig. 27 a), mencionadas ya al hablar de la herencia extracariótica, que han asumido la función del DNA mitocondrial. La pregunta que de todo esto se desprende, de si los orgánulos celulares de los protozoos que contienen DNA, o sea los cloroplastos, los mitocondrios y el cinetoplasto, así como los centríolos, pueden quizá haberse desarrollado de antiguos simbiontes, continúa siendo muy hipotética.



BIBLIOGRAFÍA

Libros

Protozoología, incluida la parasitología y la técnica

ADAM, H., y CZIHAK, G.: Arbeitsmethoden. 583 páginas. Fischer, Stuttgart 1964.

BAKER, J. R.: Parasitic Protozoa. 176 páginas. Hutchinson University Library, London 1969.

BOCH, J., y SUPPERER, R.: Veterinärmedizinische Parasitologie. 408 páginas. Parey, Berlin-Hamburg 1971.

BRAND, TH. VON: Parasitenphysiologie. 353 páginas. Fischer, Stuttgart 1972.

BROWN, H. W.: Basic Clinical Parasitology. 3.ª ed., 345 páginas. Butterworths, London, und Appleton-Century-Crofts, New York 1969.

BUETOW, D. E.: The Biology of Euglena. Band 1/2, 778 páginas. Academic Press, New York-London 1968.

BURCK, H. CH. Histologische Technik. 144 páginas. Thieme, Stuttgart 1966.

DOFLEIN, F., y REICHENOW, R.: Lehrbuch der Protozoenkunde. 6.ª ed., 1213 páginas. Fischer, Jena 1949/53.

DOGIEL, V. A. (rev. POLJANSKIJ, J. I., y CHEJSIN, E. M.: General Protozoology. 756 páginas. Oxford University Press, London 1965.

GARNHAM, P. C. C.: Malaria Parasites and other Haemosporidia. 114 páginas. Blackwell Scientific Publ., Oxford 1966.

GARNHAM, P. C. C., PIERCE, A. E., y ROITT, I.: Immunity to Protozoa. Blackwell Scientific Publ., Oxford 1963.

GÖKE, G.: Meeresprotozoen (Foraminiferen, Radiolarien, Tintinninen). 75 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1963.

GRASSÉ, P. P.: Protozoaires. Traité de Zoologie. Band 1, 2231 páginas. Masson et Cie., Paris 1952/53.

GRELL, K. G.: Protozoologie. 2.ª ed., 511 páginas. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1968.

GRELL, K. G.: Protozoology. 554 páginas. Springer, Berlin Heidelberg-New York 1973.

GROSPIETSCH, TH.: Wechseltierchen (Rhizopoden). 2.ª ed., 85 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1965.

HALL, R. P.: Protozoology. 682 páginas. Prentice-Hall Inc., New York 1953.

HARNISCH, O.: Rhizopoda. En BROHMER, P., EHRMANN, P., y ULMER, G.: Tierwelt Mitteleuropas, Band 1, Lieferung 1 b, 101 páginas, Quelle & Meyer, Leipzig.

HARTMANN, M.: Praktikum der Protozoologie. 5.ª ed., 181 páginas. Fischer, Jena 1928.

HAYAT, M. A.: Principles and Techniques of Electron Microscopy. Band 1/2, 698 páginas. Van Nostrand Reinhold Comp., New York 1970/72.

HESS, D.: Pflanzenphysiologie. 2.ª ed., 373 páginas (UTB 15). Ulmer, Stuttgart 1972.
HILL, D. L.: The Biochemistry and Physiology of Tetrahymena. 230 páginas. Academic Press, New York-London 1972.
HOARE, C. A.: The Trypanosomes of Mammals. 749 páginas. Blackwell Scient. Publ., Oxford-Edinburgh 1972.
HUBER-PESTALOZZI, G.: Das Phytoplankton des Süsswassers. En A. THIENEMANN: Die Binnengewässer, t. 16, parte 2/1, 3, 4, 1510 páginas. Schweizerbart (E. Nägele), Stuttgart 1941/50/55.
JEON, K. W.: The Biology of Amoeba. 628 páginas. Academic Press. New York-London 1973.
JÍROVEC, O.: Parasitologie für Ärzte. 684 páginas. Fischer, Jena 1960.
KOEHLER, J. K.: Advanced Techniques in Biological Electron Microscopy. 304 páginas. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1973.
KUDO, R. R.: Protozoology. 6.ª ed., 1174 páginas. Thomas, Springfield (Illinois) 1971.
LIEBMANN, H.: Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. 2.ª ed., t. 1, 588 páginas. Oldenbourg, München 1962.
MACKINNON, P. L., y HAWER, R. S.: An Introduction to the Study of Protoza. 526 páginas. Oxford University Press, London 1961.
MATTHES, D., y WENZEL, F.: Wimpertiere (Ciliaten). 111 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1966.
MAYER, M.: Kultur und Präparation der Protozoen. 3.ª ed., 83 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1956.
PIEKARSKI, G.: Lehrbuch der Parasitologie. 760 páginas. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1954.
PIEKARSKI, G.: Medizinische Parasitologie. 2.ª ed., 258 páginas. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1973.
REIMER, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. 2.ª ed., 598 páginas. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1967.
ROMEIS, B.: Taschenbuch der Mikroskopischen Technik. 16.ª ed., 757 páginas. Oldenbourg, München-Wien 1968.
RUTHMANN, A.: Methoden der Zellforschung. 301 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1966.
SLEIGH, M.: The Biology of Protozoa. 315 páginas. Arnold, London 1973.
STREBLE, H., y KRAUTER, D.: Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süsswassers. 352 páginas. Franckh (Kosmos), Stuttgart 1973.
WENYON, C. M.: Protozoology, t. 1/2, 1563 páginas. Baillière, Tindall and Cox, London 1926.
WESTPHAL, A.: Protozoen. 104 páginas. En REICHENOW/VOGEL/WEYER: Leitfaden zur Untersuchung der tierischen Parasiten des Menschen und der Haustiere. 4.ª ed., 418 páginas. Barth, Leipzig 1969.
WESTPHAL, A.: Protozoa. 26 páginas. En BROEHMER: Fauna von Deutschland. 11.ª ed., 581 páginas. Quelle & Meyer, Heidelberg 1971.
WETZEL, A.: Protozoa. En KAESTNER: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, 3.ª ed., 898 páginas. Fischer, Stuttgart 1968.
WICHTERMAN, R.: The Biology of Paramecium. 527 páginas. The Blakiston Comp. Inc., New York-Toronto 1953.

Revistas

Protozoología, incluida la parasitología

Acta Protozoologica. Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa.
Archiv für Protistenkunde. Fischer, Jena.
Mikrokosmos. Franckh (Kosmos), Stuttgart.
Protistologica. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
Society of Protozoologists. A Revised Classification of the Phylum Protozoa. In The Journal of Protozoology 11, 7-20, 1964.
The Journal of Protozoology. Allen Press, Lawrence.
Zeitschrift für Parasitenkunde. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
Zeitschrift für Tropenmedizin und Parasitologie. Thieme, Stuttgart.

Procedencia de las ilustraciones

Con el fin de obtener una presentación uniforme de las ilustraciones, todos los dibujos se han hecho de nuevo. Por la lista siguiente, ordenada alfabéticamente, puede verse de qué autores se han sacado los modelos para nuestros dibujos. Algunos fueron modificados, o simplificados para nuestros fines, adaptados a los actuales conocimientos. Los ciclos de los foraminíferos y de los esporozoos fueron ordenados según un esquema uniforme. En la parte sistemática del libro, los dibujos que forman parte de un grabado están todos hechos con el mismo aumento para que ya a simple vista pueda apreciarse la diferencia de tamaño. Si los modelos de los dibujos proceden de trabajos con varios autores, o si luego fueron modificados por otro autor, el número de la ilustración figura en todos los autores que han intervenido.

ADIE 59. AIKAWA 140 2E-10E. ALEXEIEFF 17 e, h, k, l, 64 f. ALLEGRE
9 h. ALLEN 118 b. ANTIPA 128. ARAGÃO 59.
BATHIA 73 d. BECKER 76 c, 84 a, e, f, 140 16E. BELAR 44 f-i. BERNDT 49
a-d. BIECHELER 11 f. BIRD 140 16E. BLOCHMANN 31. 74 a, 82 k. BOLD
12 e. BOLOCHONZEW 2 k. BONNER 28 g. BORGERT 2 o, 43 e, f. 104
d-f. BRADY 39 c, 40 a, 41 a, c, 43 n. BRANDT 43 g, 111 a. BRAUNITZER
143 a, b. BRESLAU 52 a. BÜTSCHLI 77 b, 83 e, 96 a-c, p-r, 123 g. BUL-
LINGTON 123 b-e. BUNDLE 84 h. BURCK 16 a. BUSHKIEL 52 a.
CACHON 7 d. CACHON-ENJUMET 7 d. CALKINS 83 d, 93 a. LE CALVEZ 41 e,
43 p, q. CARPENTER 40 b, c. CARTER 4 a, c-e. CASH 36 a, 37 f, i. CÉPÈDE
80 a, 95 a. CHATTON 7 e-g, 15 b, 25 a-i, 79 d, f, 81 a-c. CHEIEEIN
79 c, 80 b, c. CHEN 73 a, 92 a. CHODAT 14 c. CHRISTENSEN 57 f-l. CLEM-
MONS 129. CLERMOND-FERRAND 137 e. CLEVELAND 24 m-o, 142, 146 f-i.
COLLIN 91 b, g, h, 96 s-u, 100 k-m. CONKLIN 80 d. O'CONNOR 18 f, 28 b,
29 a. CONRAD 3 b. CRAGGS 118 a. DA CUNHA 9 a.
DANGEARD 12 c. DEFLANDRE 2 p, 9 k. DELAIN 113. DELLINGER 124 d.
DILL 13 a, 23 c, d, l-n. DIWALD 25 k-z. DOBELL 23 f, 24 a-c, 28 b, 29 a,
f, 57 n, q-s. 58. DOFLEIN 2 a. i, q, 3 c-f, 5 a, b, e, 8 b, 9 c, l, n, o,

ÍNDICE ALFABÉTICO

Los números en **negrita** remiten a las páginas con figuras.

Zoología especial

Protozoos

por Albert Westphal



Ediciones Omega, Barcelona

Manuales flexibles de Ciencias Biológicas

La primera parte de este volumen ofrece una exposición concentrada de la sistemática de los protozoos. Las numerosas ilustraciones con leyendas explicativas son una ayuda para los ejercicios prácticos y contienen indicaciones con respecto al lugar donde se han encontrado. La segunda parte proporciona una visión de la vida de la célula de los protozoos, su constitución a partir de orgánulos aislados, y sus funciones. La tercera parte trata de las condiciones ambientales de los protozoos de vida libre y los parásitos; para algunos organismos patógenos importantes se describen las interrelaciones entre huésped y parásito.